VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR AUFKLÄRUNG VON VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSEN INNERHALB DER GATTUNG USTILAGO (PERS.) ROUSSEL

D I S S E R T A T I O N
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt
von

ANE SCHMITTER GEB. POHL
aus Sulz am Neckar

1984

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536518_0002

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR AUFKLÄRUNG VON VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSEN INNERHALB DER GATTUNG USTILAGO (PERS.) ROUSSEL

D i s s e r t a t i o n

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie

der Eberhard - Karls - Universität Tübingen

vorgelegt

von

ANE SCHMITTER GEB. POHL

aus Sulz am Neckar

1984

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Februar 1984

Dekan:	Prof. Dr. E. Kulzer
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. F. Oberwinkler
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. W. Loeffler

Für Klaus und Caroline

Die vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler am Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik, der Universität Tübingen angefertigt.

Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler danke ich für das große Interesse, die freundliche Unterstützung während der Durchführung der Dissertation und für das Überlassen wertvollen Untersuchungsmaterials.

Danken möchte ich all denen, die auf Exkursionen oder im Urlaub an mich dachten und für meine Arbeit wichtiges Material sammelten.

Frau Thumm und Frau Specht sei für die Durchführung der fotographischen Arbeiten gedankt.

Für die freundliche und zuvorkommende Hilfe bei Arbeiten am Rasterelektronenmikroskop danke ich Herrn Hüttemann vom Geologischen Institut der Universität Tübingen.

Diese Arbeit wurde teilweise durch ein großzügiges Stipendium der Konrad-Adenauer-Stiftung finanziell unterstützt.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	7
2.1. Untersuchtes Material	7
2.2. Benennung der untersuchten Arten und Bestimmung der Wirtspflanzen	11
2.3. Morphologische Untersuchungen	11
2.3.1. Beschreibung der Befallsbilder	11
2.3.2. Beschreibung der Sporen im Lichtmikroskop	11
2.3.3. Keimung der Sporen	13
2.3.4. Giemsa - Färbung	14
2.3.5. Tuschezeichnungen	14
2.3.6. Präparation für die Transmissionselektronenmikroskopie	14
2.3.7. Präparation für die Rasterelektronenmikroskopie	16
3. Ergebnisse	17
3.1. Die Getreidebrände auf Avena, Hordeum und Arrhenatherum	18
3.1.1. Ustilago kolleri Wille	18
3.1.2. Ustilago avenae (Pers.) Rostrup	36
3.1.3. Ustilago hordei (Pers.) Lagerheim	46
3.1.4. Ustilago nuda (Jens.) Rostrup	61
3.1.5. Ustilago perennans Rostrup	71
3.2. Der Maisbeulenbrand Ustilago maydis (DC) Corda	86
3.3. Der Streifenbrand auf Glyceria Ustilago longissima (Schlechtendal) Meyen	95
3.4. Brandpilze auf Polygonaceae	104
3.4.1. Sphacelotheca hydropiperis (Schumacher) DeBary	104
3.4.2. Ustilago reticulata Liro	116
3.4.3. Ustilago bistortarum (DC) Körnicke	122
3.4.4. Ustilago inflorescentiae (Trel.) Maire	127
3.4.5. Ustilago vinosa (Berkeley) Tulasne	144
3.5. Brandpilze auf Caryophyllaceae	150
3.5.1. Ustilago violacea (Pers.) Roussel	150
3.5.2. Ustilago violaceo-irregularis Brandenburger & Schwinn	163

3.6. Die Brandpilze der Dipsacaceae und Lamiaceae 169
3.6.1. Ustilago scabiosae (Sowerby) Winter 169
3.6.2. Ustilago intermedia Schroeter 174
3.6.3. Ustilago succisae Magnus 179
3.6.4. Ustilago salviae (Ferraris) Ciferri 184

4. Diskussion 190
4.1. Vorbemerkung 190
4.2. Die Getreidebrände auf Avena, Hordeum und Arrhenatherum 190
4.3. Der Maisbeulenbrand 203
4.4. Der Streifenbrand U. longissima 206
4.5. Brandpilze auf Polygonaceen 208
4.6. Brandpilze auf Caryophyllaceen 219
4.7. Die Antherenbrände der Dipsacaceae und Lamiaceae 222
4.8. Zum Infektionsmechanismus bei den Antherenbränden 224
4.9. Allgemeine Schlußfolgerungen aus den gewonnenen Erkenntnissen zu den untersuchten Ustilago-Arten 226
4.10. Schlußbetrachtungen 227

5. Zusammenfassung 228

6. Literaturverzeichnis 229

Im Text verwendete Abkürzungen

EM - Elektronenmikroskop
LM - Lichtmikroskop
REM - Rasterelektronenmikroskop
TEM - Transmissionselektronenmikroskop

Ø - Durchmesser

P. - Polygonum
T - Tafel
U. - Ustilago

AS - Herbarium A. Schmitter, Bad Salzuflen
BM - Herbarium B. Metzler, Reutlingen
FO - Herbarium Prof. F. Oberwinkler, Tübingen

Begriffsäquivalenzen (nach MCALPINE 1910)

Allgemeine Begriffe	Spore =	Keimschlauch =	Konidie =
Spezielle Begriffe	Dauerspore (DE BARY)	Promyzel (TULASNE, DE BARY)	Sporidie (DE BARY)
	Chlamydospore (BREFELD)	Hemibasidie (BREFELD)	Konidie (BREFELD)
	Teleutospore (PLOWRIGHT)		Sporidiolum (SACCARDO)
			Promyzelspore (TULASNE)
In diesem Text verwendete Begriffe	Spore	Promyzel	Sporidie

Meßstrich in allen Tafeln ≙ 10 µm
Meßstrich in allen Abbildungen ≙ 1 µm (wenn nicht anders angegeben)

1. EINLEITUNG

Die auch heute noch nicht zu unterschätzende große wirtschaftliche Bedeutung der Brandpilze zum einen sowie die nach modernen Untersuchungsmethoden noch weitgehend ungeklärten Verwandtschaftsverhältnisse zum andern lassen diese pflanzliche Parasitengruppe nach wie vor zu einem interessanten Forschungsobjekt werden. Damit hat der Gedanke HARPERS (1899) bis heute nicht an Aktualität verloren.

Die Brandpilze werden heute allgemein in zwei große Ordnungen unterteilt, die Ustilaginales und die Tilletiales (OBERWINKLER 1977). Die Einteilung erfolgt aufgrund der Ausgestaltung des Promyzels, das bei den Ustilaginales primär querseptiert, bei den Tilletiales primär ungeteilt ist.

Die Gattungseinteilung innerhalb der Ustilaginales erfolgt nach Kriterien, die sich darauf beziehen, in welcher Form die Sporen auf der Wirtspflanze auftreten. Je nachdem, ob die Sporen einzeln, zusammengelagert in Ballen oder z.B. mit sterilen Hüllzellen versehen sind, wird die Zuordnung zu den unterschiedlichen Gattungen vorgenommen (MCALPINE 1910, SCHELLENBERG 1911, LIRO 1924, ZUNDEL 1953, LINDEBERG 1959).

Der Name Ustilago wurde von ROUSSEL (1806) zum ersten Mal im Rang einer Gattung verwendet. Zuvor gebrauchte ihn PERSOON (1801) zur Bezeichnung einer Untergattung von Uredo. Uredo segetum war die erste Art und umfaßte fünf Varietäten, wobei Uredo segetum subsp. hordei Persoon die erste war, die heute, von LAGERHEIM (1889) als Ustilago hordei (Pers.) Lagerheim beschrieben, als Typusart für die Gattung Ustilago angesehen werden muß, da Uredo segetum in mehrere Arten aufgetrennt wurde (ZUNDEL 1953).

Was die Anzahl der Arten anbetrifft, so ist sie bei der Gattung Ustilago weitaus am größten.

Im allgemeinen erfolgt die Zuordnung eines Brandpilzes zur

Gattung Ustilago, wenn folgende Kriterien erfüllt werden (ZUNDEL 1953):
Die Sporenlager können in den verschiedensten Teilen des Wirtes gebildet werden. Bei Sporenreife werden staubige, meist dunkle Sporenmassen freigesetzt. Die Sporen sind einzeln und werden innerhalb fertiler Hyphenteile gebildet, die durch Verschleimen vollständig aufgebraucht werden. Die Keimung der Sporen erfolgt mit einem querseptierten Promyzel, das entweder Infektionshyphen oder Sporidien bildet. Die Sporidien sind entweder in der Lage, Infektionshyphen auszubilden (in Wasser) oder sich hefeartig zu vermehren (in Nährlösung).

Diese Gattungsmerkmale werden von den meisten Autoren verwendet (MCALPINE 1910, SCHELLENBERG 1911, LIRO 1924, LINDEBERG 1959).

Die Zuordnung zur Gattung Ustilago erfolgt also nach dem Befallsbild, der Art der Sporenbildung, der Sporenkeimung und der Tatsache, daß die Sporen bei Reife pulvrig zerstäuben. Ganz außer Acht gelassen werden dabei die Wirtspflanzen. Dementsprechend reicht das Wirtsspektrum der heute zu Ustilago zählenden Arten von monokotylen bis zu dikotylen Wirtspflanzen.

Da es sich um einen extrem angepaßten Parasitismus handelt mit Spezialisierung auf manchmal nur eine einzige Wirtspflanzenart, ist es dringend erforderlich, die Wirte bei einer Untersuchung von Verwandtschaftsverhältnissen stets miteinzubeziehen.

Einer der ersten, der mit Nachdruck darauf hinweist, daß es sich bei der Gattung Ustilago um keine natürliche Verwandtschaft handelt, ist BREFELD (1883, 1895). Die meisten Mykologen, die sich nach ihm intensiv der Erforschung der Brandpilze widmen, versuchen ebenfalls, Merkmale für eine Einteilung der Gattung Ustilago zu finden, um so zu natürlichen Verwandtschaftsgruppen zu gelangen.

BREFELD (1883), der sehr gründlich die Keimung der Brandpilze studierte, teilt die Gattung Ustilago nach ihrem Keimungsbild in fünf Gruppen ein. Die Zuordnung zu den einzelnen Gruppen richtet sich danach, ob die Keimung mit Sporidien, die sich hefeartig vermehren, erfolgt, oder ob die Sporidien keine Hefen bilden oder ob überhaupt Promyzelien und Sporidien gebildet werden. Eine Aufstellung von neuen Gattungen nimmt er nicht vor, da bei alleiniger Berücksichtigung der Keimung natürliche Zusammenhänge zerrissen würden.

Einige Jahre später (BREFELD 1895) schlägt er dann doch eine Einteilung in die drei Untergattungen Proustilago, Hemiustilago und Euustilago vor. Als Proustilago faßt er Formen mit sich wiederholender, in der Form schwankender Promyzelbildung zusammen. Als Beispiel nennt er Ustilago longissima. Die Untergattung Hemiustilago beinhaltet die Formen mit sich wiederholender, jedoch konstant gewordener Promyzelbildung, wie zum Beispiel bei Ustilago vaillantii. Schließlich werden die Formen mit nur einmaliger Bildung von zwei- bis vierzelligen Promyzelien als Euustilago bezeichnet.

SCHELLENBERG (1911) teilt die Arten der Gattung Ustilago zunächst nach der Sporenfarbe auf. Die auf diese Weise entstandenen Gruppen gliedert er nach Sporenoberfläche und Keimungsbild. Interessanterweise erhält er mit dem Kriterium der Sporenfarbe in der Gruppe mit hellbraunen bis schwarzen Sporen bis auf eine Ausnahme sämtliche Parasiten auf monokotylen Wirtspflanzen, in der Gruppe mit violetten Sporen ausschließlich Parasiten auf dikotylen Wirtspflanzen.

LIRO (1924) führte zahlreiche Infektionsversuche durch. Er beschreibt jeden Brandpilz, der auf nur einen Wirt fixiert ist, als eigene Art. Daraus resultiert eine Fülle neuer Arten. Damit mißt er den Wirtspflanzen bei der Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gattung Ustilago die nötige Bedeutung zu.

Eine weitere, jedoch wenig aussagekräftige Methode, verwandte Gruppen innerhalb der Gattung Ustilago zu charakterisieren, wird durch die Kreuzungsversuche von KNIEP (1926) aufgezeigt. Durch erfolgreiche Sporidienkopulation von Ustilago-Arten mit Netzsporen auf dikotylen Wirtspflanzen einerseits und zwischen Ustilago-Arten mit glatten oder warzigen Sporen auf monokotylen Wirtspflanzen andererseits konnte die jeweilige Zusammengehörigkeit dieser beiden Gruppen charakterisiert werden.

SAVILE (1953) und LINDEBERG (1959) nehmen die Sporenfarbe als primäres Einteilungskriterium und gelangen so zu Gruppen, die ebenso durch die Verwandtschaft der dazugehörenden Wirtspflanzen eine enge Beziehung erkennen lassen.

Die Trennung der Ustilago-Arten auf Gräsern von denen auf Nichtgräsern kann durch eine unterschiedliche Leucin-Aminopeptidase-Aktivität von BRADFORD et al. (1975) bestätigt werden. Dabei nimmt der Maisbeulenbrand Ustilago maydis eine Sonderstellung ein.

Anhand einer engen Wirtspflanzengruppe, nämlich der Familie der Polygonaceae, konnte ich in meiner Zulassungsarbeit (POHL 1980) zeigen, daß die Abgrenzung von Arten eindeutig nach der Sporenmorphologie, dem Befallsbild und den Wirtspflanzen erfolgen kann. Es zeigte sich, daß Ähnlichkeiten der Sporenoberfläche mit der Verwandtschaft der Wirtspflanzen eng gekoppelt sind.

Dabei fand das von FISCHER & SHAW (1953) vorgeschlagene Artkonzept für Brandpilze, das auf der Morphologie basierend die Wirtsspezifität auf Familienniveau berücksichtigt, volle Anwendung (DEML et al. 1981).

Ziel der Arbeit

Da, wie aus den bisherigen Aufzeichnungen ersichtlich, unterschiedliche Merkmale zur Abgrenzung von Arten innerhalb der Gattung Ustilago bzw. zur Beschreibung der Gattung Ustilago selbst, verwendet wurden, sollte im Rahmen dieser Arbeit versucht werden, anhand eines repräsentativen Spektrums von Ustilago-Arten, das sowohl monokotyle als auch verschiedene dikotyle Wirtspflanzen umfaßt, herauszuarbeiten, welche Merkmale sich besonders gut für eine Artcharakterisierung eignen, welchen Stellenwert die einzelnen untersuchten Merkmale für ein eventuell zu diskutierendes, neues Artkonzept für die Gattung Ustilago einnehmen und welche Merkmale zur Unterscheidung von angrenzenden Gattungen herangezogen werden können.

Bemerkung

Es lagen zusätzlich zwei Aufsammlungen der Gattung Sphacelotheca De Bary auf Polygonum persicaria L. und P. mite Schrank vor. Da die Eigenständigkeit dieser Gattung immer wieder umstritten ist und viele Autoren sie zu Ustilago zählen (DIETEL 1897, SAVILE 1953, LINDEBERG 1959), wurden diese Aufsammlungen ebenfalls in die Untersuchungen mit aufgenommen.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Untersuchtes Material

Es wurde ausschließlich Frischmaterial untersucht. Im folgenden sind die untersuchten Aufsammlungen in alphabetischer Reihenfolge der Artnamen mit Angaben über Fundort und Funddatum aufgeführt.

Sphacelotheca hydropiperis (Schumacher) De Bary

- auf Polygonum persicaria L.
  Portugal, Madeira, Februar 1982

  leg. G. Deml, det. A. Schmitter, AS 9

- auf Polygonum mite Schrank
  Österreich, Steiermark, W Wundschuh, SW Graz, 13.9.82
  leg. J. Poelt, det. A. Schmitter, FO

Ustilago avenae (Pers.) Rostrup

- auf Avena barbata
  Griechenland, Kreta, Gize, 10 km westlich von Heraklion, 3-4 m ü.d.M., Strand, 16.5.82
  leg. P. Krcmar, det. A. Schmitter, AS 27

- auf Avena barbata
  Griechenland, Kreta, Wegrand bei Skisma, ca. 5 km westlich von Ajos Nikolaos, ca. 250m ü.d.M., 25.4.82
  leg. B. Metzler, det. B. Metzler, BM 427

Ustilago bistortarum (DC) Körnicke

- auf Polygonum bistorta L.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Bebenhausen, Goldersbachtal, 2.5.82
  leg. A.& K. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 11

Ustilago hordei (Pers.) Lagerheim

- auf Hordeum vulgare L. ssp. vulgare L.
  Griechenland, Kreta, Gize, 10 km westlich von Heraklion, 3-4 m ü.d.M., Strand, 16.5.82
  leg. P. Krcmar, det. A. Schmitter, AS 28

Ustilago inflorescentiae (Trel.) Maire

- auf Polygonum viviparum L.
  Schweiz, Fimbertal, Hang westlich der Heidelberger Hütte, 31.7.82
  leg. A.& K. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 35

- auf Polygonum viviparum L.
  Grönland, 1982

  leg. J. Poelt, det. A. Schmitter, FO 32982d

Ustilago intermedia Schroeter

- auf Scabiosa lucida Vill.
  Deutschland, Bayern, Oberjoch, Iseler Südhang, Richtung Bschießer, 14.9.82
  leg. A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 41

- auf Scabiosa lucida Vill.
  Deutschland , Bayern, Oberjoch, Aufstieg zum Ponten, 14.9.82
  leg. A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 42

Ustilago kolleri Wille

- auf Avena sativa L.
  Spanien, Prov. Caceres, ca. 20 km westl. von Caceres an der Straße Caceres - Portalegre, 30.5.82
  leg. D. Lange, det. A. Schmitter, AS 18

Ustilago longissima (Schlechtendal) Meyen

- auf Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.
  Deutschland, Bayern, Speckbroch-Nördlingen, Wassergraben, 19.6.8
  leg. B. Metzler, det. B. Metzler, AS 26

Ustilago maydis (DC) Corda

- auf Zea mays L.
  Deutschland, Baden- Württemberg, zwischen Rottenburg-Oberndorf und Poltringen, Feld, 26.7.81
  leg. A.& K. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 3

- auf Zea mays L.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Maisfeld an der Bahnlinie nahe Bahnhof Lustnau, 6.8.82
  leg. A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 38

Ustilago nuda (Jens.) Rostrup

- auf Hordeum vulgare L.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen-Waldhäuser-Ost, Feld nahe BFA, 12.7.81
  leg. A.& K. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 5

- auf Hordeum vulgare L.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Felder zwischen Waldhausen und Heuberger Tor, 14.6.82
  leg. A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 13

Ustilago perennans Rostrup

- auf Arrhenatherum elatius (L.) J.& C. Presl
  Deutschland, Baden-Württemberg, Bebenhausen, Goldersbachtal, 18.6.82 und 22.6.82
  leg. K. Brellochs, det. A. Schmitter, AS 15 und AS 25

Ustilago reticulata Liro

- auf Polygonum lapathifolium L.
  Canada, University of British Columbia, 1981
  leg. R. Bandoni, det. A. Schmitter, AS 10

Ustilago salviae (Ferr.) Ciferri

- auf Salvia pratensis L.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Südhang des Spitzbergs, 3.5.82
  leg. A.& K. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 12

Ustilago scabiosae (Sow.) Winter

- auf Knautia arvensis (L.) Coult.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Entringen, Sportplatz, 24.8.81
  leg. A.& K. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 7

Ustilago succisae Magnus

- auf Succisa pratensis Moench
  Deutschland, Bayern, Oberjoch, Hochmoor, 16.9.82 und 17.9.82
  leg. A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 45 und AS 46

Ustilago vinosa (Berkeley) Tulasne

- auf Oxyria digyna (L.) Hill
  Grönland, 1982

  leg. J. Poelt, det. A. Schmitter, FO

Ustilago violacea (Pers.) Roussel

- auf Saponaria officinalis L.
  Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, am Bahndamm nahe Bahnhof Lustnau, 6.8.82
  leg. K. Brellochs & A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 37

Ustilago violaceo-irregularis Brandenburger & Schwinn

- auf Silene vulgaris L.
  Deutschland, Bayern, Oberjoch, Ornach, Nordseite, kurz nach dem Abstieg, 18.9.82
  leg. A. Schmitter, det. A. Schmitter, AS 48

2.2. Benennung der untersuchten Arten und Bestimmung der Wirtspflanzen

Die Benennung der Ustilago-Arten auf Avena, Hordeum und Zea erfolgte nach STEVENSON & JOHNSON (1944), die die ab 30.4.1940 geltenden internationalen Regeln für die Nomenklatur aller Pflanzen einschließlich der Pilze auf die Getreidebrände zur Anwendung brachten und somit die bestehende unterschiedliche Namensgebung beseitigten. Bei den Brandpilzen auf Polygonum folgte ich meinen eigenen Überprüfungen, die ich im Rahmen meiner Zulassungsarbeit anstellte (POHL 1980), beim Brandpilz auf Silene vulgaris wurde die Orginalbeschreibung von BRANDENBURGER & SCHWINN (1971) zugrunde gelegt. Alle übrigen untersuchten Arten wurden nach ZUNDEL (1953) benannt. Die Autorenangaben der Wirtspflanzen sowie die Bestimmung nicht bekannter Wirtspflanzen erfolgte nach der Flora europaea (TUTIN et al. 1964).

2.3. Morphologische Untersuchungen

2.3.1. Beschreibung der Befallsbilder

Soweit nicht makroskopisch erkennbar, wurden befallene Pflanzenteile mit Hilfe eines Binokulars untersucht.

2.3.2. Beschreibung der Sporen im Lichtmikroskop Ermittlung der Sporendurchmesser

Für die Beschreibung der Sporenmerkmale, wie sie im LM zu erkennen sind, sowie für die Ermittlung der Sporendurchmesser wurden frische Sporen auf einem Objektträger in einem Tropfen Leitungswasser suspendiert, mit einem Deckglas bedeckt und bei 2000-facher Vergrößerung (Ölimmersion) mikroskopiert. Die Messung der Sporen erfolgte

mit Hilfe eines geeichten Okularmikrometers. Es wurden zwanzig zufällig ausgewählte Sporen vermessen. Mittelwert und Standardabweichung wurden nach folgenden Formeln berechnet:

$$\text{Mittelwert} \quad \bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^{n} x_i}{n}$$

$$\text{Standardabweichung} \quad s = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Die im Ergebnisteil angegebenen Werte entsprechen dem Vertrauensintervall der doppelten Standardabweichung nach Auf- bzw. Abrunden auf ganze Zahlen. Für den Sporendurchmesser jeder Art konnte somit eine Variationsbreite (in µm) angegeben werden. Da es sich um mehr oder weniger runde Sporen handelte, ergab sich nicht die Notwendigkeit, den größten und kleinsten Durchmesser zu ermitteln, was das menschliche Auge in Grenzfällen nur mit einer großen Fehlerquote vermag. Beim Durchsehen der Literatur fällt auf, daß manche Autoren hunderte von Sporen einer Aufsammlung ausmessen und dadurch Mittelwerte im µm-Bereich auf zwei bis drei Stellen nach dem Komma liefern. Diese Pseudogenauigkeit in der Angabe der Sporendurchmesser, die nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht, sollte in dieser Arbeit durch Angabe größerer Spannbreiten vermieden werden. So üben schon FISCHER & SHAW (1953) Kritik an der biometrischen Artbestimmung von CIFERRI (1931).

2.3.3. Keimung der Sporen

Die Keimungsversuche der Sporen wurden entweder auf MYP-Agarplatten direkt oder auf Objektträgerplatten durchgeführt.

Bei den MYP- Agarplatten handelt es sich um ein Malt Extract - Yeast Extract - Peptone - Nährmedium, das sich wie folgt zusammensetzt (BANDONI et al. 1975):

Malt - Extract (Difco/Oxoid)	7,0 g
Yeast - Extract (Difco)	0,5 g
Soytone (Difco)	1,0 g
Agar (Merck)	15,0 g
Aqua dest.	1,0 l

(Autoklavieren bei 1,2 atm, 121 ^{o}C, 20 min, Abkühlen auf 60 ^{o}C und in Petrischalen gießen)

Die Objektträgerplatten wurden nach VAN UDEN (1951) hergestellt. Dazu werden vor dem Gießen sterile Objektträger in die Petrischalen gebracht und mit Medium überschichtet. Über dem Objektträger wird das mittlere Stück des Mediums mit Hilfe einer Lanzette ausgestochen und auf die Seite geklappt. Die frischen Sporen werden auf dieses Objektträgerfenster, auf dem sich nur noch ein äußerst dünner Mediumfilm befindet, zum Keimen ausgestreut.

Die Kontrolle der Keimung erfolgte mehrmals am Tag, indem die Platten direkt unter dem Lichtmikroskop bei 120-facher Vergrößerung überprüft wurden.

Bei erfolgter Keimung der Sporen auf den MYP-Platten wurde das betreffende Agarstück, auf dem sich die Keimungsstadien befanden, ausgestochen, auf einen Objektträger gebracht, mit einem Deckglas versehen und bei 2000-facher Vergrößerung mikroskopiert und gezeichnet.

Bei den Objektträgerplatten wurden die Objektträger aus den Petrischalen entnommen, mit einem Tropfen Lactophenol und einem Deckglas bedeckt, mit Fixogum umrandet und ebenfalls bei 2000-facher Vergrößerung mikroskopiert und gezeichnet.

2.3.4. Giemsa - Färbung

Zur Darstellung der Kernverhältnisse in gekeimten Sporen wurde eine Kernfärbung mit Giemsa-Lösung (modifiziert nach GERLACH 1977) durchgeführt.

Dazu wurden gekeimte Stadien auf Objektträgern, die aus den oben beschriebenen Objektträgerplatten stammten, verwendet. Die Objektträger mit den Keimungsstadien wurden einige Tage getrocknet und dann in Aqua dest. gebracht. Nach Hydrolyse in 1n HCl bei 60 ^{o}C (7 min lang) wurde die HCl zunächst mit Aqua dest. und dann mehrmals mit einer Pufferlösung (nach Sörensen) von pH 7 ausgewaschen. Danach erfolgte die Färbung in einer verdünnten Giemsa-Lösung (1 Teil Fertig-Giemsa-Lösung von Merck und 9 Teile Pufferlösung nach Sörensen von pH 7) für 2 Stunden. Nach der Färbung wurde gründlich mit Pufferlösung ausgewaschen, zum Schluß einmal mit Aqua dest. Die Objektträger wurden bei Zimmertemperatur getrocknet, anschließend mit einem Tropfen Entellan versehen und mit einem Deckglas abgedeckt. Die Objektträger wurden bei 2000-facher Vergrößerung mikroskopiert und gezeichnet.

2.3.5. Tuschezeichnungen

Die Zeichnungen wurden mit Tusche auf Transparentpapier übertragen und anschließend abfotographiert.

2.3.6. Präparation für die Transmissionselektronenmikroskopie

Infiziertes Wirtsgewebe bzw. befallene Organe wurden in passende Stücke zerlegt und bei 4^{o}C in 3 % iger Glutaraldehyd-

lösung (mit Phosphatpuffer pH 7.2, 0.1 mM Magnesiumsulfat und 66 mM Saccharose) vorfixiert. Nach sechsmaligem Auswaschen (alle 10 min) mit einer Waschlösung (mit Phosphatpuffer, Aqua bidest. und 10^{-3} M $MgSO_4$-Lösung) erfolgte die Fixierung in gepufferter Osmiumtetroxidlösung (1.1 %) für zwei Stunden bei Raumtemperatur. Nach sechsmaligem gründlichem Auswaschen mit Aqua bidest. wurde im Dunkeln eine Stunde lang in Uranylacetat (1 %) kontrastiert, anschliessend dreimal mit Aqua bidest. ausgewaschen. Die Entwässerung erfolgte über eine Alkoholreihe (unvergällter Alkohol) jeweils 10 Minuten in folgenden Stufen: 50, 70, 85, 95, 100 und 100 %. Die Einbettung in ERL wurde nach SPURR (1969) in 3 Stufen vorgenommen: ERL : Äthanol = 1 : 1, 2 : 1 jeweils 30 Minuten und reinem ERL über Nacht. Die Objekte wurden am anderen Morgen in frisches ERL zum Auspolymerisieren für 16 Stunden bei 70 ^{o}C in den Trockenschrank gebracht.

Die Ultradünnschnitte wurden an einem Reichert Ultramikrotom mit Diamantmesser angefertigt, die Kupfer-Netzchen anschließend mit Bleicitrat nachkontrastiert (REYNOLDS 1963). Für die Untersuchungen stand ein Zeiss EM 9 S - 2 zur Verfügung.

Die Präparation der gekeimten Brandsporen erfolgte nach folgender Methode der Flacheinbettung (SCHMITTER 1982): Die Brandsporen wurden in MYP-Agarplatten, auf dem runde Dialysierschlauchstücke (Visking) von ca. 1 cm Durchmesser ausgelegt worden waren, zum Keimen ausgestreut. Nach erfolgreicher Keimung (mikroskopische Kontrolle) wurden die Membranen mit einer zweiten Membran derselben Größe abgedeckt, so daß durch die Adhäsion beider Membranen ein Verrutschen und Wegschwimmen von Promyzelien während der Präparation erschwert wurde. Diese Doppelmembran kam auf den Boden runder Glasgefäße von ca. 1 cm Durchmesser. Der Präparationsvorgang erfolgte in diesen Glasgefäßen wie oben beschrieben unter Verkürzung der einzelnen Präparationsschritte (30 min Vor-

fixierung in Glutaraldehyd, 30 min Fixierung in Osmiumtetroxid, 20 min Kontrastierung in Uranylacetat, 5 Stunden in ERL). Die Membran wurde mit einem Tropfen frischem ERL zwischen zwei Objekträger gebracht, die zuvor mit einem Teflonspray (Pampus GmbH, Willich) besprüht und 20 Minuten lang bei 200 °C in einen Trockenschrank zum Auspolymerisieren der Schicht gelegt worden waren. Die Teflonbeschichtung ermöglichte eine bessere Ablösung des ERL-Films (CHANG 1971). Die auspolymerisierten ERL-Filme wurden lichtmikroskopisch untersucht, Bereiche mit gekeimten Brandsporen mit Hilfe einer feinen Nadel markiert, anschließend unter dem Binokular ausgeschnitten und mit einem Zweikomponentenkleber (UHU) auf leeren ERL-Blöckchen befestigt. Mit einem Glasmesser wurden solange Semidünnschnitte angefertigt, bis die Ebene der ausgekeimten Brandsporen erreicht war. Danach erfolgte die Herstellung von Ultradünnschnitten mit einem Diamantmesser. Die Schnittebene lag parallel zur Membranoberfläche.

2.3.7. Präparation für die Rasterelektronenmikroskopie

Für die Untersuchungen im Rasterelektronenmikroskop wurde das gesamte Material erst verwendet, nachdem es getrocknet war. Das Sporenpulver wurde auf entfettete und mit einem Doppelklebeband versehene Probentische gebracht und kurz vor der Untersuchung im Rasterelektronenmikroskop in einer Gleichstrom-Kathoden-Zerstäubungsanlage (Polaron 5000) bei einem Kippwinkel von 5° mit einer Gold-Palladium-Legierung beschichtet (Ballastgas: Stickstoff 0,12 Torr; 1,2 kV; 20 mA; 15 min). Alle Präparate wurden mit Ausnahme von J. scabiosae und U. nuda in einem REM, Typ: Cambridge S 250, mikroskopiert. Die Untersuchung von U. scabiosae und U. nuda erfolgte in einem REM, Typ: Cambridge S4-10.

3. ERGEBNISSE

Die 18 Arten, die für die Untersuchungen zur Verfügung standen, werden entsprechend der Verwandtschaft ihrer Wirtspflanzen zu einzelnen Gruppen zusammengefaßt und beschrieben. Es handelt sich um folgende Gruppierungen:

Monokotyle Wirtspflanzen

- die Getreidebrände auf Avena, Hordeum und Arrhenatherum
  Ustilago kolleri Wille
  Ustilago avenae (Pers.) Rostrup
  Ustilago hordei (Pers.) Lagerheim
  Ustilago nuda (Jens.) Rostrup
  Ustilago perennans Rostrup
- der Maisbeulenbrand
  Ustilago maydis (DC) Corda
- der Streifenbrand auf Glyceria
  Ustilago longissima (Schlechtendal) Meyen

Dikotyle Wirtspflanzen

- Brandpilze auf Polygonaceae
  Sphacelotheca hydropiperis (Schumacher) De Bary
  Ustilago reticulata Liro
  Ustilago bistortarum (DC) Körnicke
  Ustilago inflorescentiae (Trel.) Maire
  Ustilago vinosa (Berkeley) Tulasne
- Brandpilze auf Caryophyllaceae
  Ustilago violacea (Pers.) Roussel
  Ustilago violaceo-irregularis Brandenburger & Schwinn
- die Brandpilze der Dipsaceae und Lamiaceae
  Ustilago scabiosae (Sow.) Winter
  Ustilago intermedia Schroeter
  Ustilago succisae Magnus
  Ustilago salviae (Ferraris) Ciferri

3.1. Die Getreidebrände auf Avena, Hordeum und Arrhenatherum

Es werden zunächst die Ergebnisse jeder Art dargestellt und abschließend in einer Tabelle vergleichend gegenübergestellt.

3.1.1. Ustilago kolleri Wille

Es lag eine Aufsammlung aus Spanien auf Avena sativa L. vor.

Befall

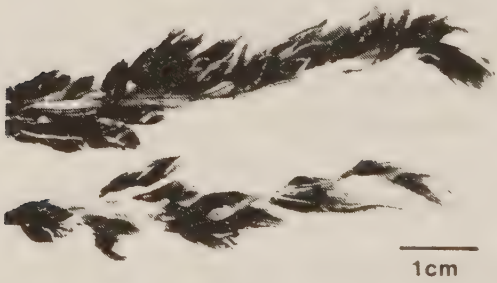


Abb. 1: Befallsbild von U. kolleri auf Avena sativa

U. kolleri wird auch der Hart- oder Deckbrand des Hafers genannt. Auffallend sind die stark miteinander verklebten Hüll- und Deckspelzen der Ährchen, die die reife Sporenmasse lange eingeschlossen halten. Die Außenseiten der Spelzen werden bei starkem Befall ebenfalls von aufbrechenden Sori bedeckt, ohne daß der Gesamteindruck der kompakt verklebten Ährchen verloren geht. Die Sporenmassen haben eine dunkelbraune, leicht glänzende Farbe. (Abb. 1)

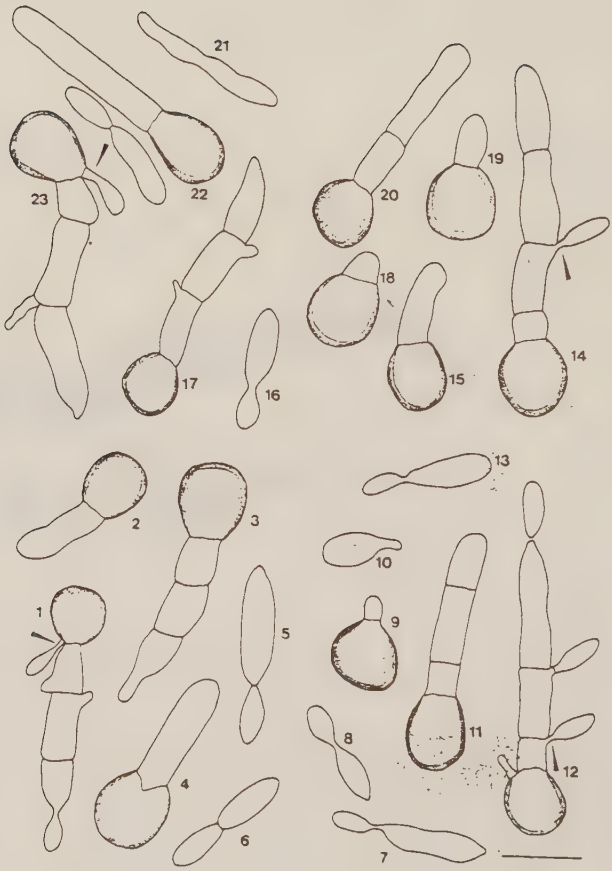
Sporen (LM)

Die Sporen erscheinen im Lichtmikroskop bei Ölimmersion (2000-fache Vergrößerung) hellbraun hyalin. Die Oberfläche

ist glatt, es sind keine Strukturen zu erkennen. Die Sporenwand ist als dunkler Ring sichtbar, der häufig an einer Seite etwas ausgedünnt ist, so daß der Eindruck asymmetrischer Sporen entsteht. Die Sporen sind im allgemeinen rund und haben einen Durchmesser von 6 - 7 µm.

Keimung (LM)

Auf MYP-Agar ist nach 12 Stunden bei Zimmertemperatur ein Großteil der Sporen ausgekeimt und man findet ein Bild der unterschiedlichen Keimungsstadien vor. (Tafel 1) Das Promyzel bricht an der Stelle der Sporenwand durch, die bereits im nicht gekeimten Zustand äußerst dünn ist. Meist hat das auswachsende Promyzel schon seine endgültige Breite (T1: 2, 4, 15, 18, 19). Manchmal wächst jedoch ein dünner Schlauch aus der Spore, der erst im Laufe der Zeit an Volumen zunimmt (T1: 9). Hat das Promyzel eine bestimmte Länge erreicht, wird es in den meisten Fällen durch zwei Septen dreizellig (T1: 1, 3, 11, 12, 17, 23). Gelegentlich wird ein drittes Septum in Sporennähe sichtbar (T1: 14). Bald darauf setzt seitlich unterhalb der Septen und endständig die Sporidienbildung ein (T1: 1, 3, 12, 14, 17, 23). Das Plasma der Sporidien wird in einem sehr frühen Stadium der Sporidienentwicklung durch eine eingezogene Zellwand vom Promyzel abgetrennt (T1: 12, 23). die Sporidien sitzen nicht direkt am Promyzel, sondern sind durch ein kurzes, an ein sockelartiges Sterigma erinnerndes Zwischenstück von ihm getrennt (T1: 1, 12, 14, 23, Pfeile). Wenn das Promyzel zur Sporidienbildung übergegangen ist, wächst häufig aus der Mutterspore seitlich neben dem Promyzel zusätzlich ein sporidienähnliches Gebilde hervor (T1: 1, 12, 23). Die Sporidien selbst lösen sich vom Promyzel und sprossen auf MYP-Agar hefeartig weiter (T1: 5 - 8, 10, 13, 16, 21, 22). Es finden sich keine Kopulationsstadien.



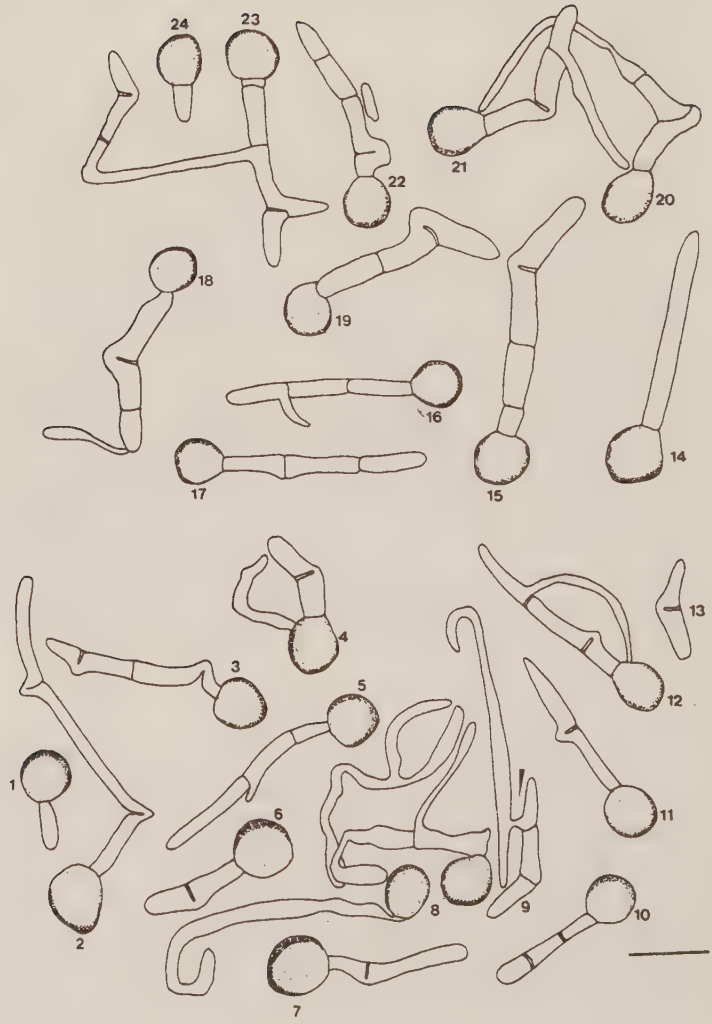
Tafel 1: Gekeimte Brandsporen von U. kolleri auf MYP-Agar
(Halsstück der Sporidien durch Pfeile gekennzeichnet)

Ein ganz anderes Bild der Keimung ergibt sich, wenn man Sporen auf den speziell vorbereiteten Objektträgerplatten ausstreut. Es handelt sich hierbei um ein extrem nährstoffarmes Milieu.

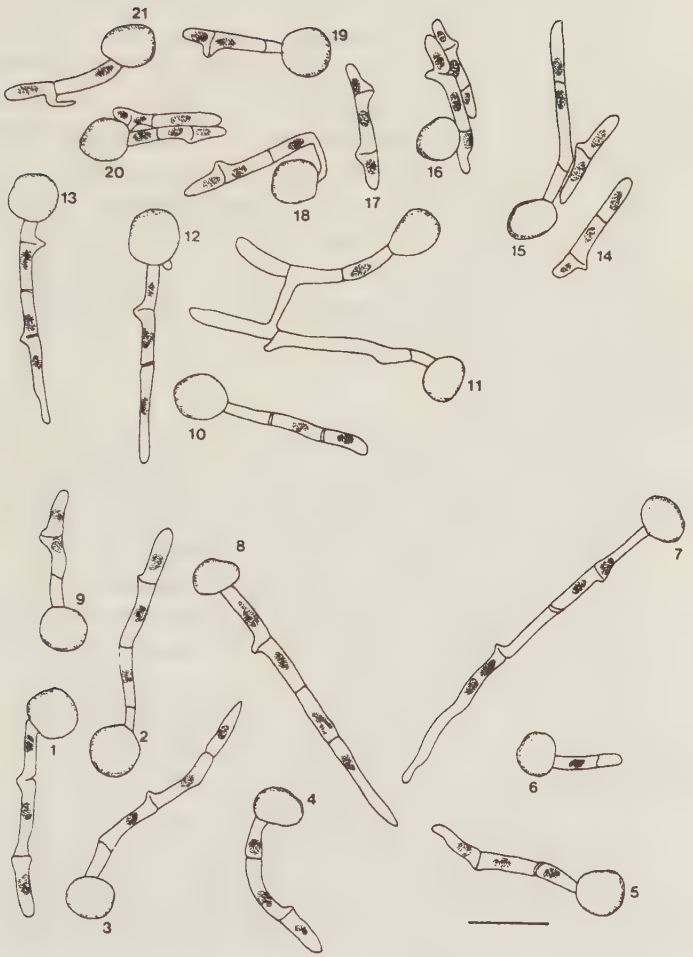
Es ist offensichtlich, daß die Sporen weniger stark gequollen und die Promyzelien schlanker sind. Der Hauptunterschied besteht darin, daß die Keimung mit Hyphen und ohne jegliche Sporidienbildung erfolgt. Die auskeimenden Sporen (T2: 1, 8, 14, 24) werden durch Septen, die hier oft eine Doppelstruktur erkennen lassen, nach und nach in zwei (T2: 4, 6, 7, 11), drei (T2: 2, 5, 10, 12, 16, 17, 18-21) oder vier Zellen (T2: 3, 15, 22, 23) geteilt. Sehr häufig sind Kopulationsbrücken zwischen benachbarten Promyzelzellen zu finden (T2: 2-4, 6, 7, 11-13, 15, 18-22). Kopulationsbrücken werden auch zwischen nicht benachbarten Promyzelzellen (T2: 4, 12) oder zwischen Promyzelien, die von verschiedenen Sporen stammen (T2: 9 Pfeil, 20, 21, 23) ausgebildet. Die Kopulatiosschläuche können direkt der Spore entwachsen (T2: 4) bzw. mit der Spore in Verbindung stehen (T2: 12). Die Promyzelien lösen sich oft schon frühzeitig von ihrer Mutterspore. Sporidien bzw. sporidienähnliche Gebilde sind nur sehr selten zu beobachten (T2: 18, 22).

Giemsa - Färbung

Da bei der Giemsa-Färbung Objektträger, die aus den oben erwähnten Objektträgerplatten stammen, verwendet werden, entsprechen die gefärbten Keimungsstadien ebenfalls dem Keimungsbild auf nährstoffarmem Milieu. Sporen und Promyzelien sind hier noch etwas kleiner, da durch den Färbevorgang zusätzlich eine Schrumpfung des Materials eintritt. Die in Tafel 3 abgebildeten Promyzelien sind ungefähr alle im gleichen Entwicklungsstadium. Die Kopulationsbrücken zwischen den Promyzelzellen sind im Entstehen (T3: 1-5, 7-9, 12-21). Die Zellen besitzen in der Mehrzahl der Fälle einen Kern, nur in einem Fall hat eine Kernwanderung stattgefunden (T3: 7). Eine der beiden fusionierten Zellen ist zweikernig, die andere leer. Auffallend ist das Aneinanderlagern eines von seiner Spore abgefallenen Promyzelstückes an ein anderes Promyzel (T3: 15, 16, 20).



Tafel 2: Gekeimte Brandsporen von U. kolleri auf Objektträger-platten



Tafel 3: Gekeimte Brandsporen von U. kolleri nach Giemsa-Färbung

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Sporenwand von U. kolleri ist aus vier Schichten (W1-W4) aufgebaut (Abb. 2a, 3b). Dem Plasmalemma (P) schließt sich eine schmale, dunkle Schicht (W1) an, die nahtlos in eine breite, gleichmäßig dicke, elektronentransparente und fein lamelläre Schicht (W2) übergeht. Darüber liegt eine elektronenundurchlässige Schicht (W3), die an einer Seite dünner und heller ist. Diese hellere Sporenkappe kann bereits mit Hilfe des LMs gesehen werden. Den äußeren Abschluß bildet eine sehr feine, etwas hellere, leicht granulierte Schicht (W4). Die Oberfläche der Spore weist keine Ornamente auf. Nur im Bereich der helleren Sporenkappe wird die glatte Sporenoberfläche durch Einbuchtungen der äußeren Wandschichten W3 und W4 gekennzeichnet.

Im REM kann die glatte Sporenoberfläche ebenfalls dargestellt werden (Abb. 2b). Die getrockneten Sporen, die im REM betrachtet wurden, weisen genau an den dünnen Wandstellen regelmäßig Eindellungen auf und die Oberfläche scheint in diesem Bereich rauher zu sein als an den übrigen Stellen (Abb. 2b: Pfeil). Diese Aufrauhungen entsprechen den Einbuchtungen der äußeren Wandschichten im Bereich der helleren Sporenkappe.

Das Cytoplasma wird durch das Plasmalemma (Abb. 2a: P) von der Sporenwand abgegrenzt. Deutlich zu erkennen sind Einstülpungen des Plasmalemmas (Abb. 2a: Pfeil). Im Zentrum des Cytoplasmas liegt ein großer Kern (N), in dem hellere und dunklere Chromatinbereiche zu differenzieren sind (Abb. 2a). Zahlreiche Lipidtropfen (L) liegen verstreut im Cytoplasma. Mitochondrien sind nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Bei der beginnenden Sporenkeimung wölbt sich meist an der verdünnten Wandstelle das Plasmalemma mit Teilen der inneren

Wandschicht (W1) nach außen (Abb. 3). Die äußeren Wandschichten werden dabei durchbrochen und liegen als Reste dem hervorbrechenden Promyzel noch auf (Abb. 3b: Pfeil). Nach und nach verlängert sich das auswachsende Promyzel (Abb. 4a). Die Wand des Promyzels erhält durch aufgelagerte Zellwandschichten allmählich ihre endgültige lamelläre Struktur (Abb. 6a). Der Kern bleibt zunächst in der Mutterspore zurück (Abb. 4a). Er teilt sich, ein Tochterkern wandert in das Promyzel, das durch ein Septum direkt in Höhe der Austrittsstelle vom Sporencytoplasma abgeschlossen wird (Abb. 4b). Die Invaginationsstellen des Septums werden seitlich von der Sporenwand bedeckt (Abb. 4c: Pfeil), so daß dieses unterste Septum des Promyzels im Lichtmikroskop nicht immer gesehen werden kann.

Mediane Ultradünnschnitte späterer Entwicklungsstadien von Promyzelien sind in Abb. 5 dargestellt. Das Cytoplasma der Spore bleibt erhalten. Die Spore besitzt dadurch offensichtlich die Fähigkeit, zu einem späteren Zeitpunkt seitlich sporidienähnliche Gebilde abzuschnüren, wie sie in den Untersuchungen mit dem LM beobachtet werden konnten. Die einzelnen Promyzelabschnitte enthalten jeweils einen Kern. Die Septen entstehen durch Einschnürung einer inneren Zellwandschicht (Abb. 6a, b). Poren konnten keine gefunden werden. Porenähnliche Strukturen im Zentrum des Septums wurden manchmal beobachtet (Abb. 6b). Die Anschwellung in Abb. 6b ist an keiner Stelle unterbrochen, wie es bei einem medianen Schnitt durch einen einfachen Porus zu erwarten wäre. Kopulationen zwischen Promyzelzellen, wie sie bei der Keimung auf nährstoffarmem Milieu gefunden wurden, konnten auch in Ultradünnschnitten festgestellt werden (Abb. 5b: Pfeil).

Die Sporidien selbst sind einkernig (Abb. 6c) und vermehren sich hefeartig nach dem Basidiomycetentyp (Abb. 7: Pfeile), d.h. die Knospung erfolgt durch Aufreißen der äußeren Zellwandschichten, wobei ein typischer Kragen entsteht.

Abb. 2: U. kolleri auf Avena sativa

a) Ultradünnschnitt einer nichtgekeimten Spore
Wandschichten W1-W4
Plasmalemma P mit Einstülpung (Pfeil)
Kern N
Lipidtropfen L

b) Sporen (REM)
Aufrauhungen der glatten Oberfläche im Bereich der Eindellungen (Pfeil)

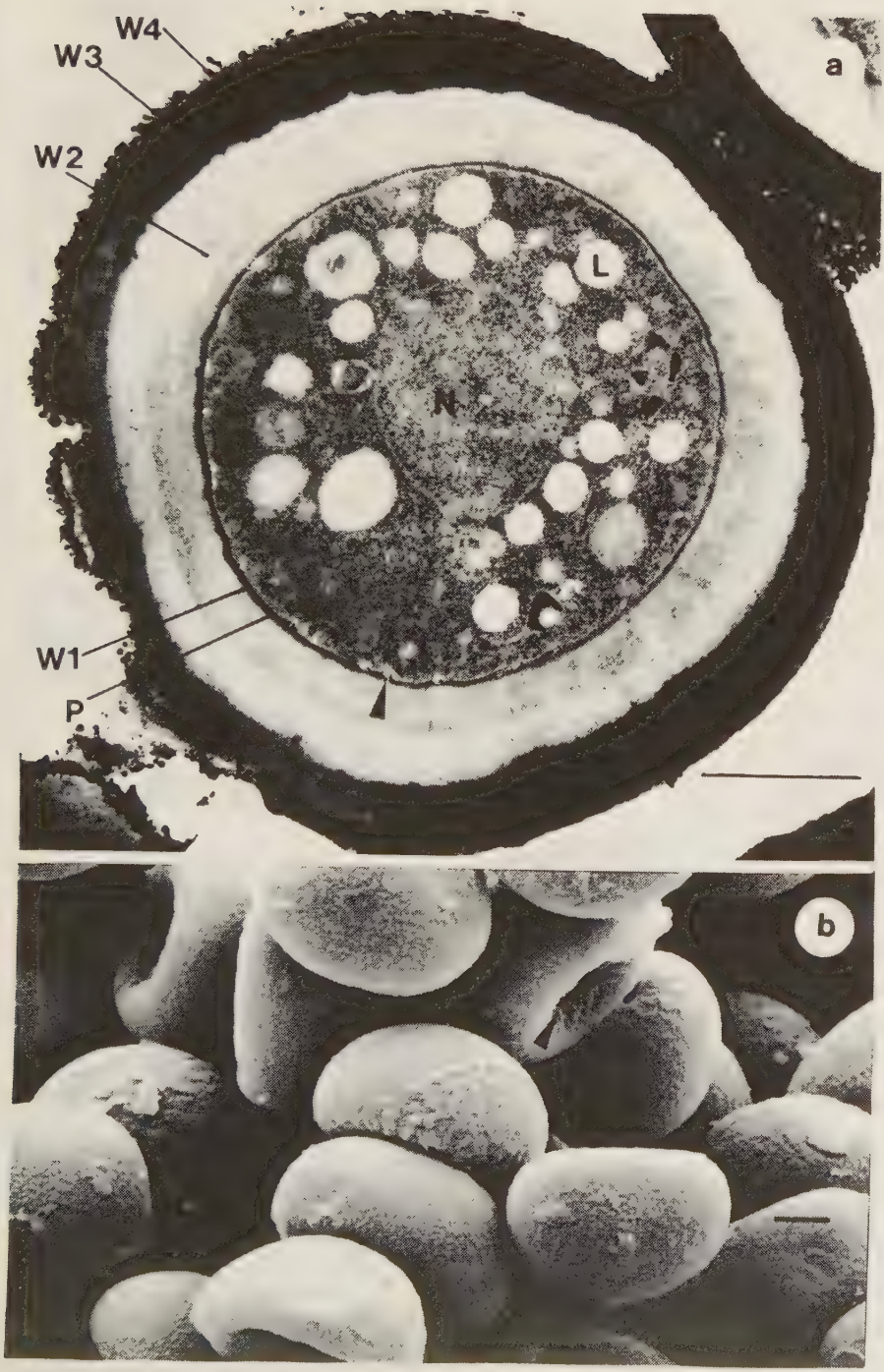

W4
W3
W2
W1
P
L
N
a
b

Abb. 3: U. kolleri auf Avena sativa
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) beginnende Sporenkeimung mit auswachsendem Promyzel an der verdünnten Wandstelle

b) Detail aus a)
aufgerissene äußere Sporenwandschichten (Pfeil)

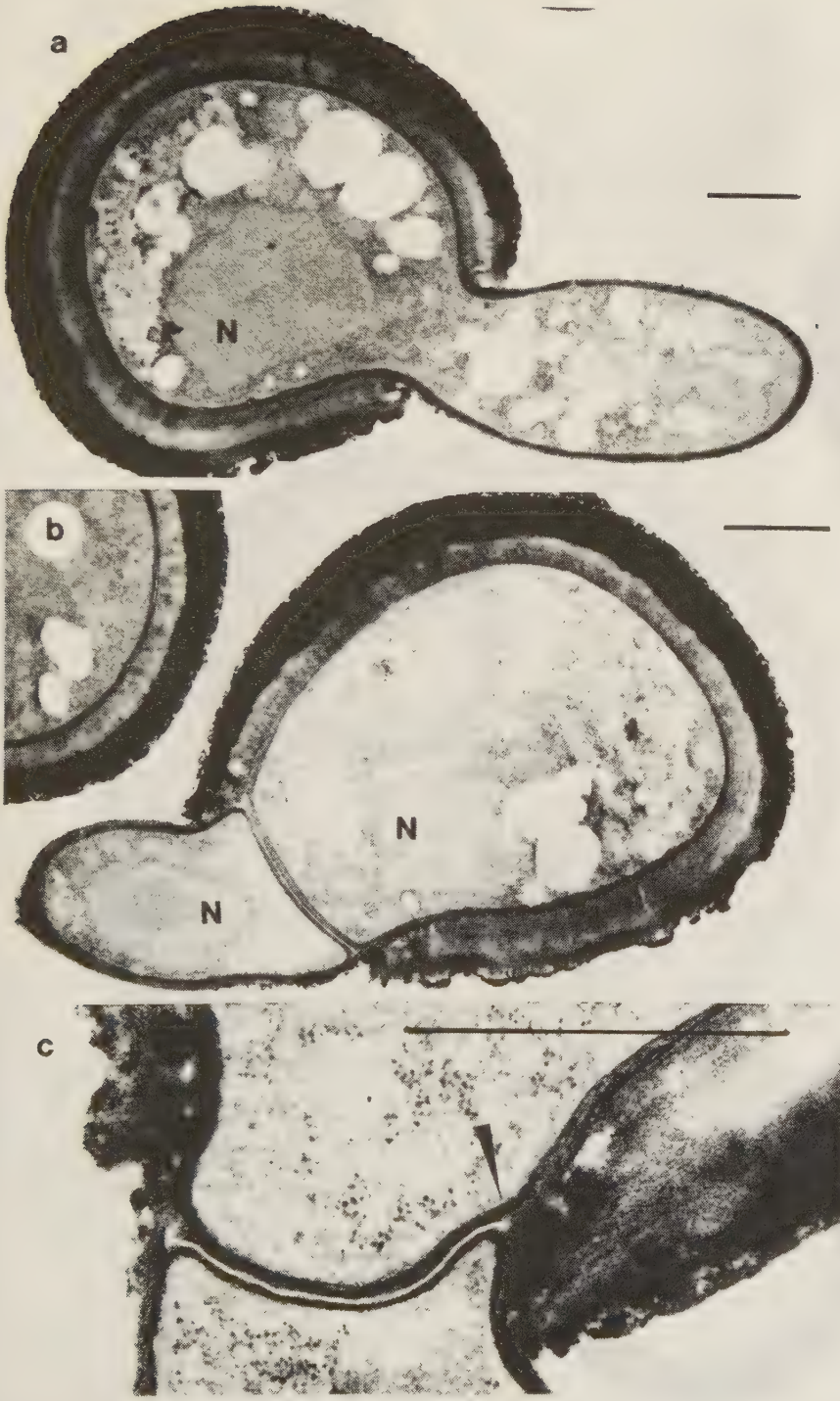
a
b

Abb. 4: U. kolleri auf Avena sativa
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) Spore mit auswachsendem Promyzel, Kern (N) in der Spore

b) Keimungsstadium mit eingezogenem Septum in Sporennähe, je ein Kern (N) in der Spore und im Promyzel

c) Septum in Sporennähe
Invaginationsstelle durch Pfeil gekennzeichnet


a
N
b
N
N
c

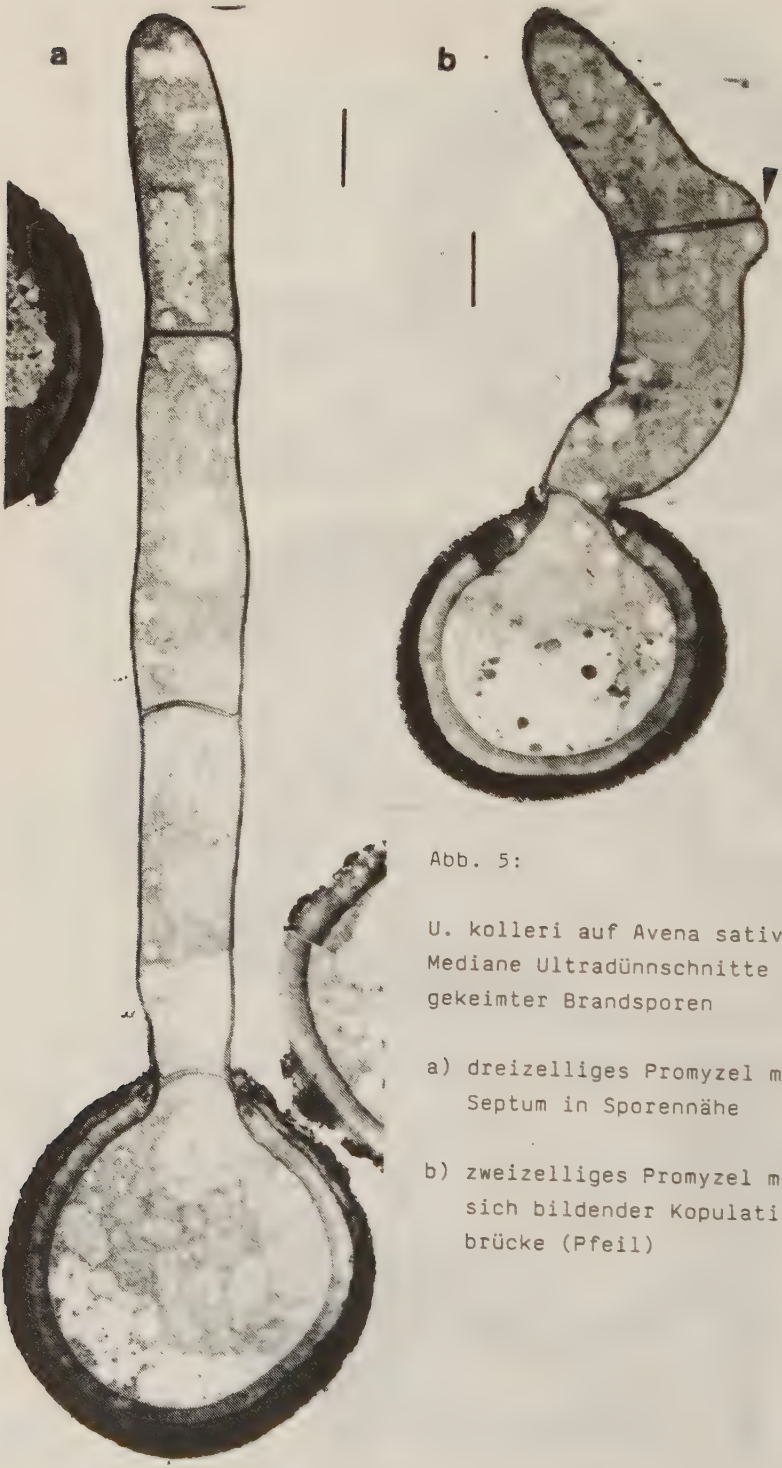


Abb. 5:

U. kolleri auf Avena sativa
Mediane Ultradünnschnitte
gekeimter Brandsporen

a) dreizelliges Promyzel mit
Septum in Sporennähe

b) zweizelliges Promyzel mit
sich bildender Kopulations-
brücke (Pfeil)

Abb. 7: U. kolleri auf Avena sativa
Ultrastruktur der Sporenkeimung

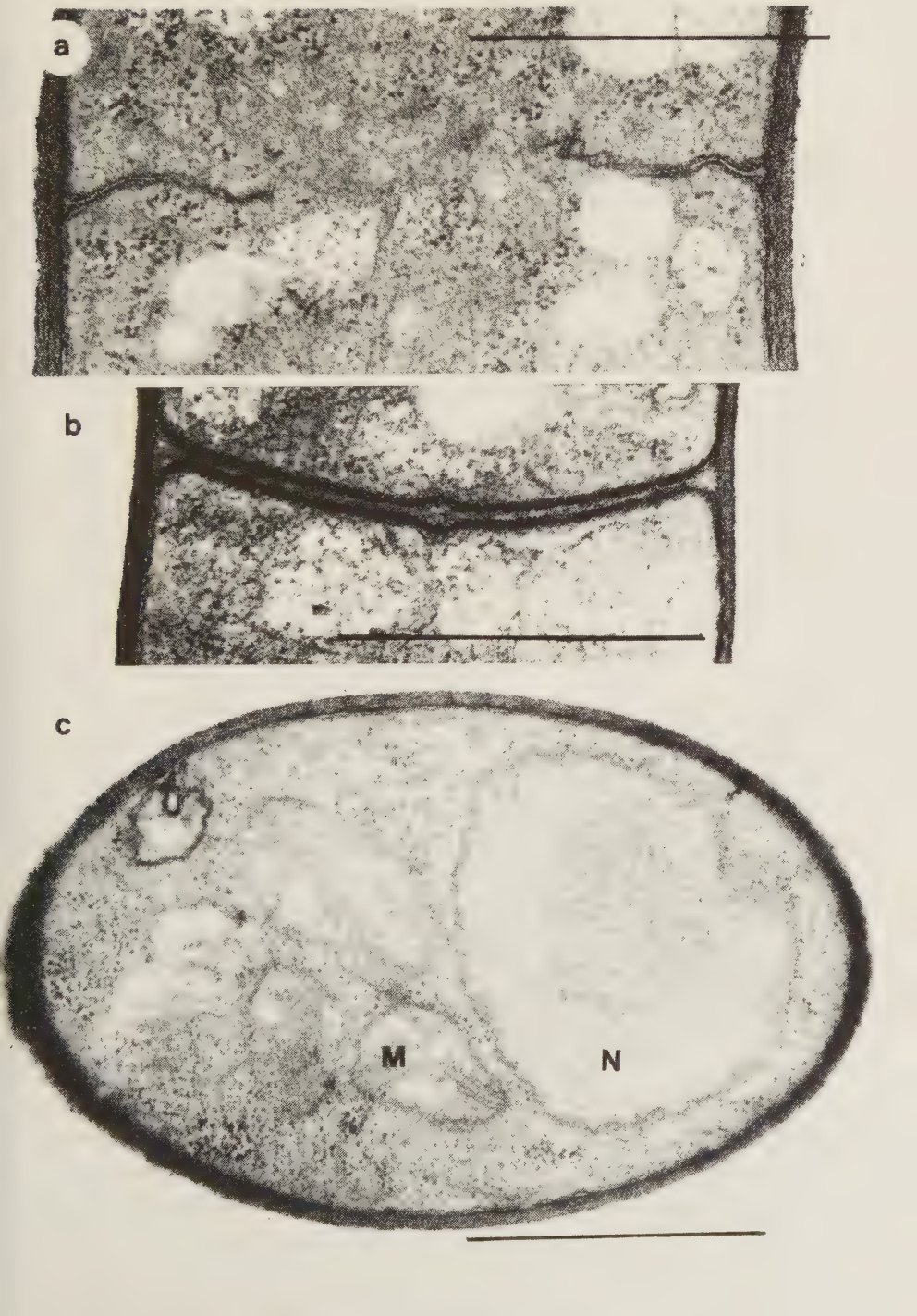
a,b) Sporidiensprossung nach dem
Basidiomycetentyp
Kragen (Pfeile) erkennbar

Abb. 6: U. kolleri auf Avena sativa
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) Promyzelabschnitt mit beginnender Septeneinschnürung

b) Promyzelabschnitt mit Septum sowie porenähnlicher Struktur im Zentrum

c) Sporidie mit Kern (N) und Mitochondrien (M)


a
b
c
M
N

3.1.2. Ustilago avenae (Pers.) Rostrup

Von dieser Art lagen zwei Aufsammlungen auf Avena barbata von zwei unterschiedlichen Standorten auf Kreta vor.

Befall

Abb. 8: Befallsbild von U: avenae auf Avena barbata

Im Gegensatz zum Hartbrand des Hafers U. kolleri wird U. avenae als der Flugbrand des Hafers bezeichnet. Die Sporenmassen bleiben hier nicht verklebt, sondern haben pulvrigen Charakter und werden frühzeitig mit dem Wind verstäubt. Hüll- und Deckspelzen sind meist nicht sehr stark befallen, und wenn, dann nur wenig in den basalen Bereichen. In abgespreizter Stellung unterstützen sie die optimale Verbreitung der Sporen. Die Sporenmassen sind matt dunkelbraun (Abb. 8).

Sporen (LM)

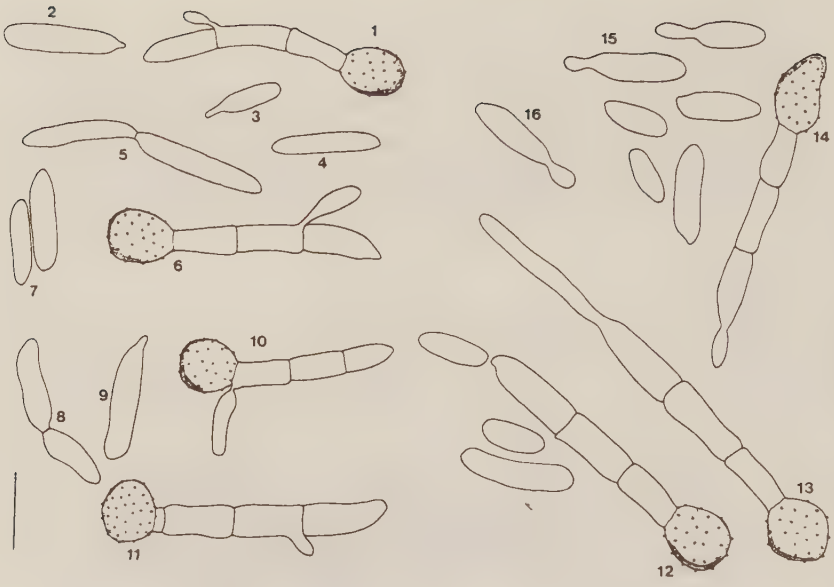
Im Lichtmikroskop bei Ölimmersion (2000-fache Vergrößerung) sind die Sporen hellbraun. Sie besitzen eine rundliche bis ovale Form und sind deutlich mit kleinen Warzen besetzt. Die

Sporenwand ist auch bei dieser Art an einer Seite verdickt, so daß die Sporen bis auf die warzige Oberfläche das gleiche Aussehen wie U. kolleri haben. Der Sporendurchmesser beträgt bei beiden vorliegenden Aufsammlungen 5 - 7 µm.

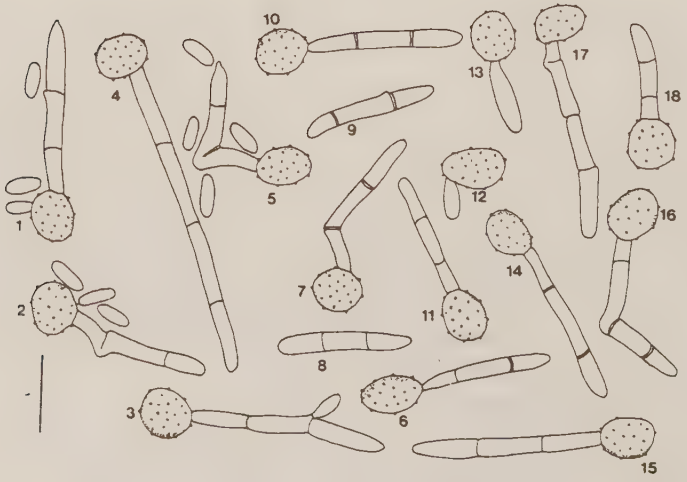
Keimung (LM)

Frische Sporen, die bei Zimmertemperatur direkt auf MYP-Agar gestreut werden, keimen nach kurzer Zeit in großer Zahl. Der Keimschlauch durchbricht die Sporenwand an der verdünnten Stelle. Im allgemeinen findet man ein dreizelliges Promyzel (T4: 1, 6, 10, 12-14), seltener ein vierzelliges (T4: 11). Ein Septum wird dann in direkter Sporennähe angelegt. Seitlich (T4: 1, 6, 10) und endständig (T4: 12-14) werden reichlich Sporidien abgeschnürt, die, wie schon bei U. kolleri beschrieben, sich durch einen kurzen Hals vom Promyzel abheben (T4: 1, 6). Nach dem Loslösen vom Promyzel sprossen die Sporidien üppig hefeartig weiter (T4: 2-5, 7-9, 15, 16). Kopulationen können keine beobachtet werden.

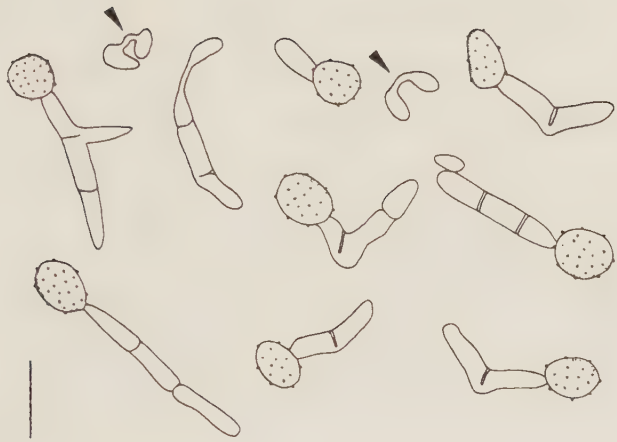
Ebenso wie bei U. kolleri verläuft die Keimung auf nährstoffarmem Milieu auf andere Weise. Sporen und Promyzelien sind kleiner, die drei- bis vierzelligen Promyzelien sind durch ausbleibende oder nur äußerst geringe Sporidienbildung (T5: 1, 2, 5) charakterisiert. Die Septen weisen zum Teil eine Doppelstruktur auf (T5: 6,7,9,10, 14, 16). Auffallend ist die Ausbildung von Kopulationsbrücken zwischen benachbarten Promyzelzellen (T5: 2, 16, 17). Von der Spore losgelöste Promyzelien können ebenfalls beobachtet werden (T5: 8, 9). Vergleichbare Keimungsstadien liegen von der zweiten untersuchten Aufsammlung vor (T6). Eine bemerkenswerte Ausnahme ist zu finden. Vereinzelt treten auf diesem nährstoffarmen Milieu Kopulationen zwischen zwei Sporidien auf (T6: Pfeile).



Tafel 4: Gekeimte Brandsporen von U. avenae (AS 27) auf MYP-Agar



Tafel 5: Gekeimte Brandsporen von U. avenae (AS 27) auf Objektträgerplatten



Tafel 6: Gekeimte Brandsporen von U. avenae (BM 427) auf Objektträgerplatten

Giemsa - Färbung

Die Ergebnisse der Giemsa-Färbung werden für beide Aufsammlungen gemeinsam besprochen (T7, T8). Das Gesamtbild der Keimung gleicht dem, wie es für das nährstoffarme Milieu beschrieben wurde. Die Zahl der Sporidien scheint hier etwas höher zu liegen. Bei zwei- oder dreizelligen Promyzelien enthält jede Zelle einen Kern (T7: z.B. 1, 3, 4, 11, etc., T8: 5, 10, 11). Werden Sporidien ausgebildet, so teilt sich der Kern und ein Tochterkern wandert in die Sporidie (T7: 2, 8, 20). Die abgeschnürten Sporidien sind einkernig. Kopulieren zwei Sporidien miteinander (T8: 1, Pfleil), so wandert ein Kern der einen Sporidie durch den Kopulationsschlauch in die andere Sporidie. Sporen, die hyphen-

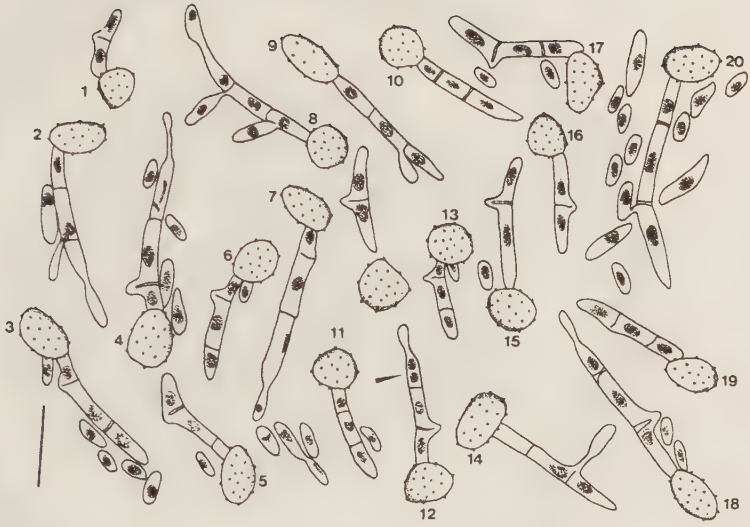
förmig ohne Sporidienbildung auswachsen, besitzen zum Teil zweikernige Promyzelzellen (T7: 12, T8: 2, 12, Pfeile).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

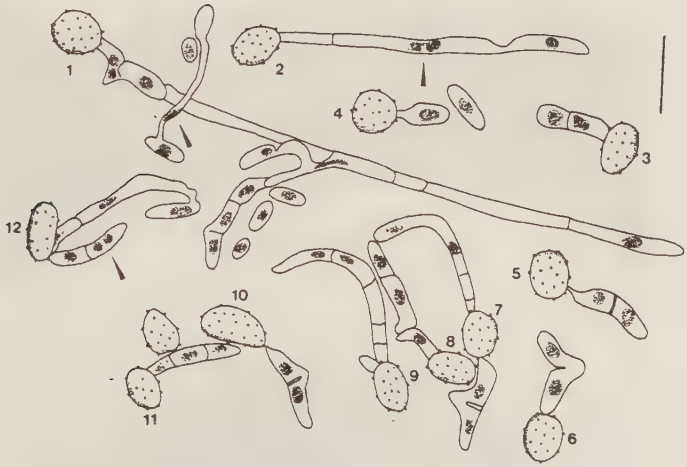
Der Aufbau der Sporenwand von U. avenae entspricht dem von U. kolleri. Es lassen sich auch hier die vier Wandschichten W1 - W4 (Abb. 9) feststellen. Die unterschiedliche Dicke der elektronenundurchlässigen Schicht W3 ist bei U. avenae ebenfalls deutlich zu erkennen, die Ausdünnung dieser Sporenkappe scheint noch stärker zu sein. Die schon im Lichtmikroskop erkennbaren Warzen auf der Oberfläche werden von der Schicht W3 gebildet. Die Schicht W4 ist hier nur sehr dünn und scheint sich nicht über die Warzen fortzusetzen.

Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme verdeutlicht die Form und Verteilung der Warzen auf der Oberfläche (Abb. 10). Die Warzen sind mehr oder weniger regelmäßig über die Oberfläche verteilt und besitzen eine abgestumpfte Kegelform. Im Bild nur schwer zu erkennen, da nicht in der Bildebene, ist die schon bei U. kolleri erwähnte Eindellung des getrockneten Sporenmaterials an der dünnen Wandstelle.

Das Cytoplasma, das durch das Plasmalemma (Abb. 9a, 10a: P) von der Sporenwand abgegrenzt ist, enthält zentral einen Kern (N) mit Nucleolus (Nc in Abb. 9a), zahlreiche Mitochondrien (M) (Abb. 10a) und Lipidtropfen (L) (Abb. 9a, 10a). Einstülpungen des Plasmalemmas lassen sich auch hier erkennen (Abb. 9a, 10a: Pfeile).



Tafel 7: Gekeimte Brandsporen von U. avenae (AS 27) nach Giemsa-Färbung



Tafel 8: Gekeimte Brandsporen von U. avenae (BM 427) nach Giemsa-Färbung

Abb. 9: U. avenae auf Avena barbata (AS 27)

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
Wandschichten W1-W4
Plasmalemma P mit Einstülpung (Pfeil)
Kern N
Nucleolus Nc
Lipidtropfen L

b) Sporenwand

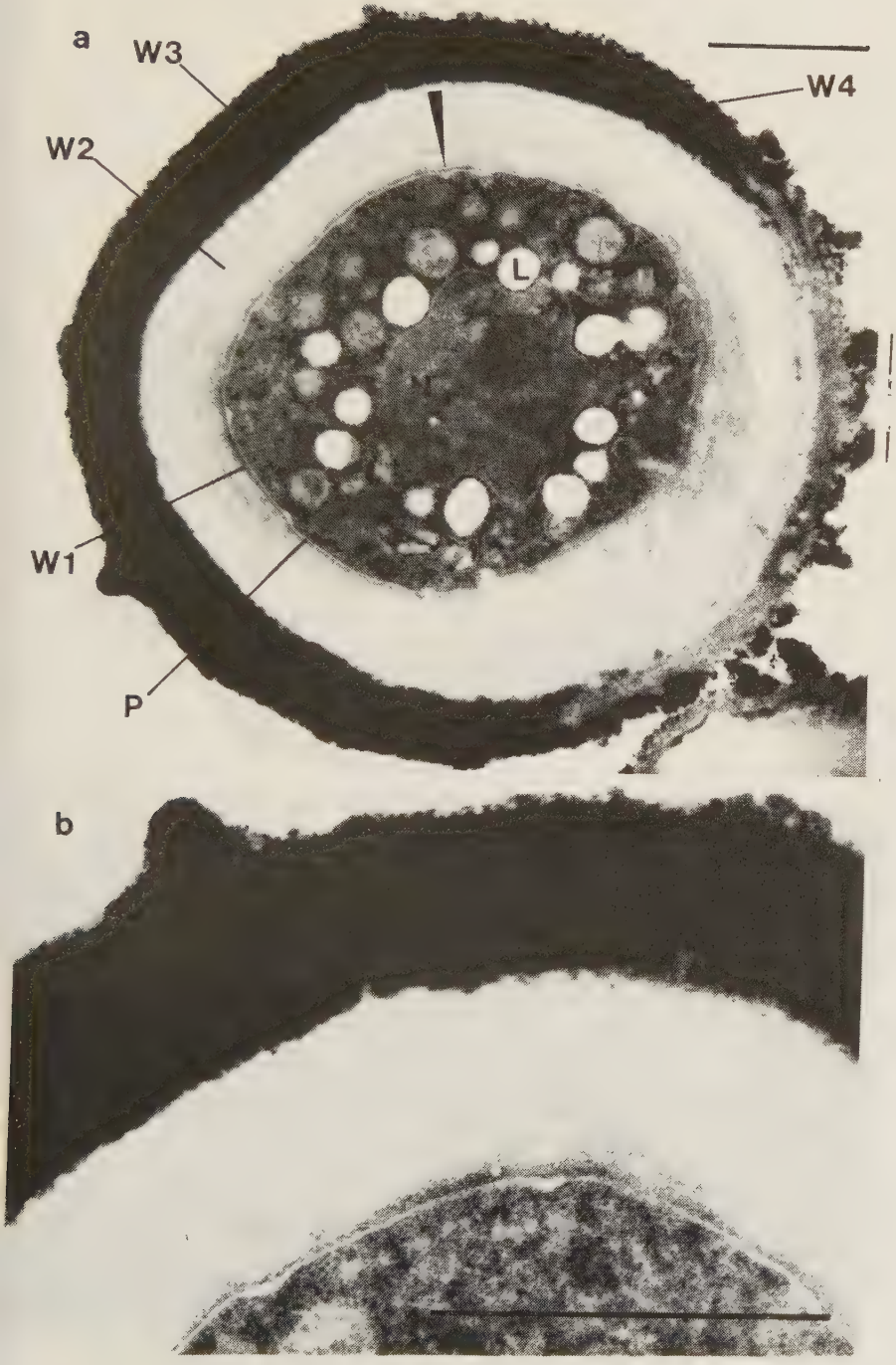
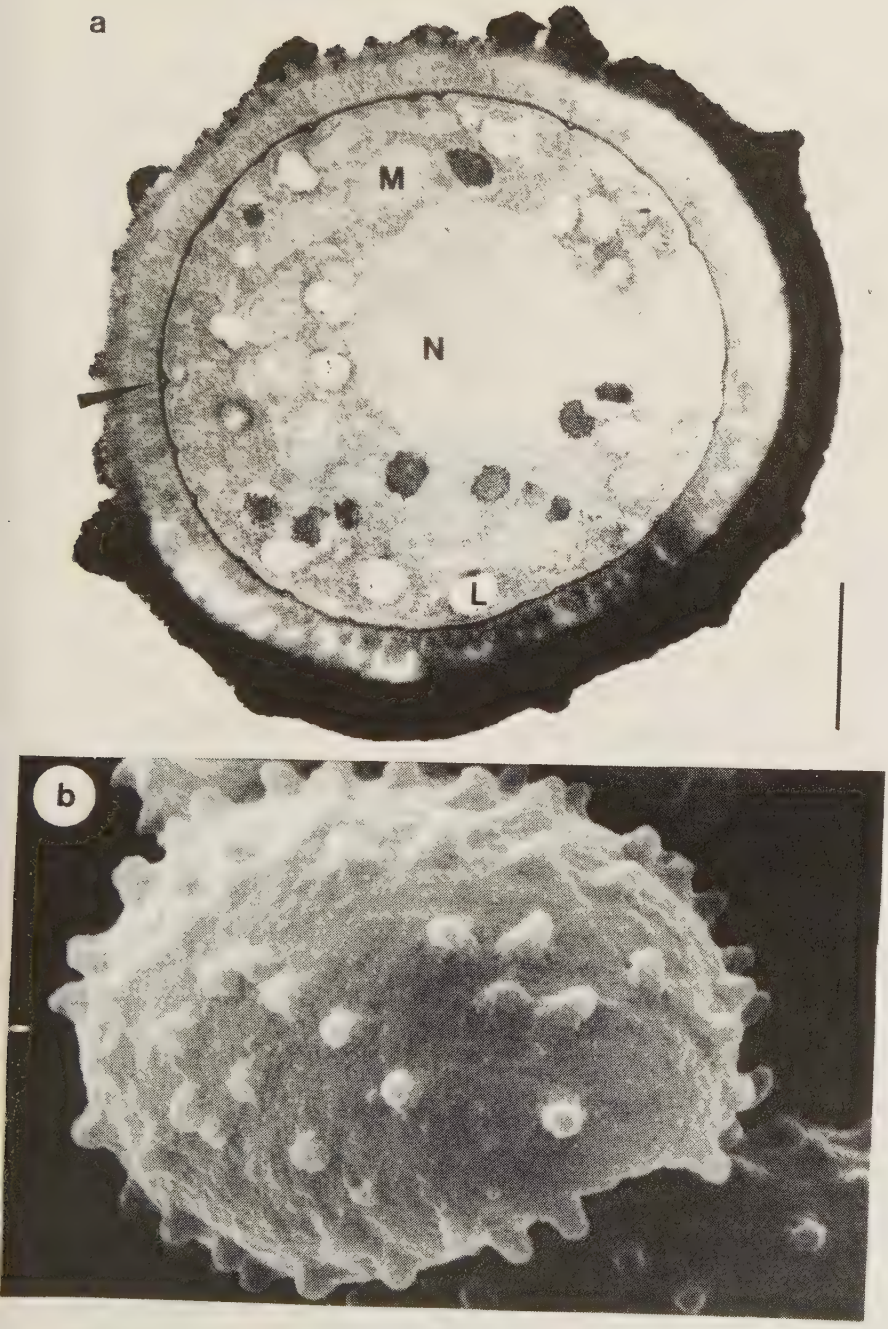

a
W3
W4
W2
L
W1
P
b

Abb. 10: U. avenae auf Avena barbata (AS 27)

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
Kern N
Lipidtropfen L
Mitochondrien M
Plasmalemmaeinstülpung (Pfeil)

b) Spore (REM)


a
M
N
L
b

3.1.3. Ustilago hordei (Pers.) Lagerheim

Es lag eine Aufsammlung aus Kreta auf Hordeum vulgare vor.

Befall

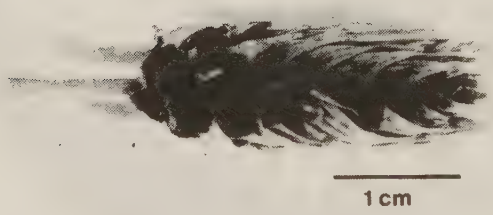


Abb. 11: Befallsbild von U. hordei auf Hordeum vulgare

Bei U. hordei spricht man vom Hart- oder Deckbrand der Gerste. Die Sporenmassen bleiben lange miteinander verklebt. Sie werden nach außen durch die Deckspelzen der Ährchen abgeschlossen, die mit zunehmender Sporenreife von den Sporenmassen durchbrochen werden. Die Sporen werden daher erst beim Dreschen des Korns verbreitet. Die kompakten Sporenmassen besitzen eine dunkelbraune, leicht glänzende Farbe (Abb. 11).

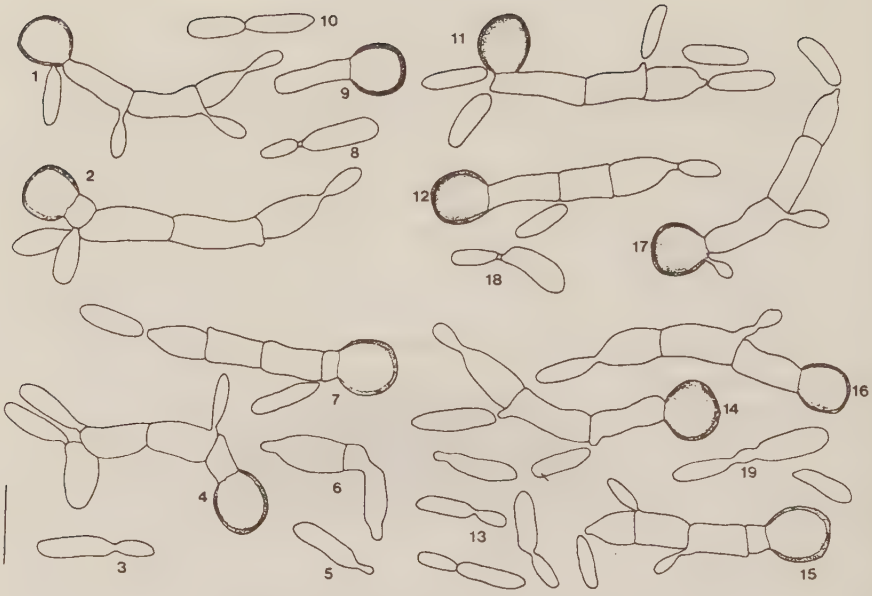
Sporen (LM)

Bei Ölimmersion (2000-fache Vergrößerung) sind die Sporen hellbraun mit einseitig verdickter Sporenwand. Die Oberfläche ist glatt. Die Sporen sind rund bis oval und haben einen Durchmesser zwischen 5 und 7 µm.

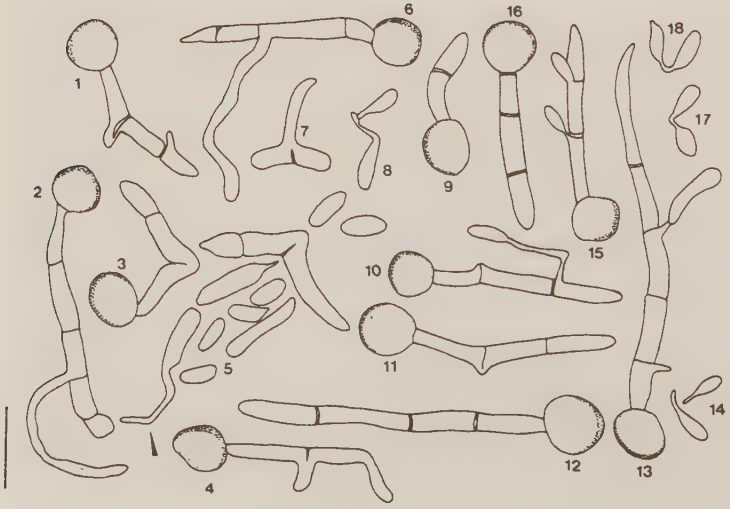
Keimung (LM)

Direkt auf MYP-Agar ausgestreute Sporen zeigen bei Zimmertemperatur ein vergleichbares Keimungsbild wie die bisher beschriebenen Arten. Das Promyzel bricht an der dünneren Sporenwandstelle durch (T9: 9) und entwickelt sich zu einem drei- bis vierzelligen Promyzel (T9: 1, 2, 4, 7, 11, 12, 14-17). Sind drei Septen ausgebildet, so liegt das unterste in Sporennähe (T9: 2, 4, 7, 15). Seitlich und endständig werden an einem kurzen, sterigmaähnlichen Hals reichlich Sporidien abgeschnürt (T9: 1, 2, 4, 7, 11, 12, 14-17). Vereinzelt wächst seitlich aus der Spore noch ein sporidienähnliches Gebilde (T9: 1, 17). Die Sporidien selbst sind in der Lage, sich hefeartig zu vermehren (T9: 3, 5, 8, 10, 13, 18, 19). Auffallend ist hierbei ebenfalls die Ausbildung eines kurzen Halsstückes wie schon bei der Sporidienabschnürung vom Promyzel (T9: 8, 18, 19). Das Cytoplasma wird durch Einziehen von Zellwänden zwischen den beiden Sporidien aufgeteilt (T9: 8, 18). Kopulationen zwischen Sporidien sind unter diesen Keimungsbedingungen nicht zu beobachten.

Bietet man den Sporen die nährstoffarmen Bedingungen einer Objektträgerkultur an, so keimen sie überwiegend mit Hyphen aus (T10: z.B. 1, 2, 6, 12). Vereinzelt lassen sich Sporidienbildungen beobachten (T10: 13, 15). Sporen und Promyzelien sind weniger stark gequollen als auf nährstoffreichem Medium. Die Septen weisen zum Teil die schon bei den oben beschriebenen Arten charakteristische Doppelstruktur auf (T10: 1, 9, 10, 12, 13, 15, 16). Zwischen benachbarten Promyzelzellen kommt es häufig zu Fusionen (T10: 1, 3-5, 11). Diese Kopulationsbrücken wachsen mit der Zeit hyphenförmig aus (T10: 7). In manchen Fällen bilden einzelne Promyzelzellen sofort eine Suchhyphe aus (T10: 2, 6). Solche Suchhyphen können auch an Sporidien beobachtet werden (T10: 5 (Pfeil), 8, 14). Treffen zwei kompatible Sporidien aufeinander, so wird eine Kopulationsbrücke ausgebildet (T10: 17, 18). Solche Sporidienkopulationen sind nur im nährstoffarmen Milieu aufgetreten.



Tafel 9: Gekeimte Brandsporen von U. hordei auf MYP-Agar



Tafel 10: Gekeimte Brandsporen von U. hordei auf Objektträger-
platten

Giemsa - Färbung

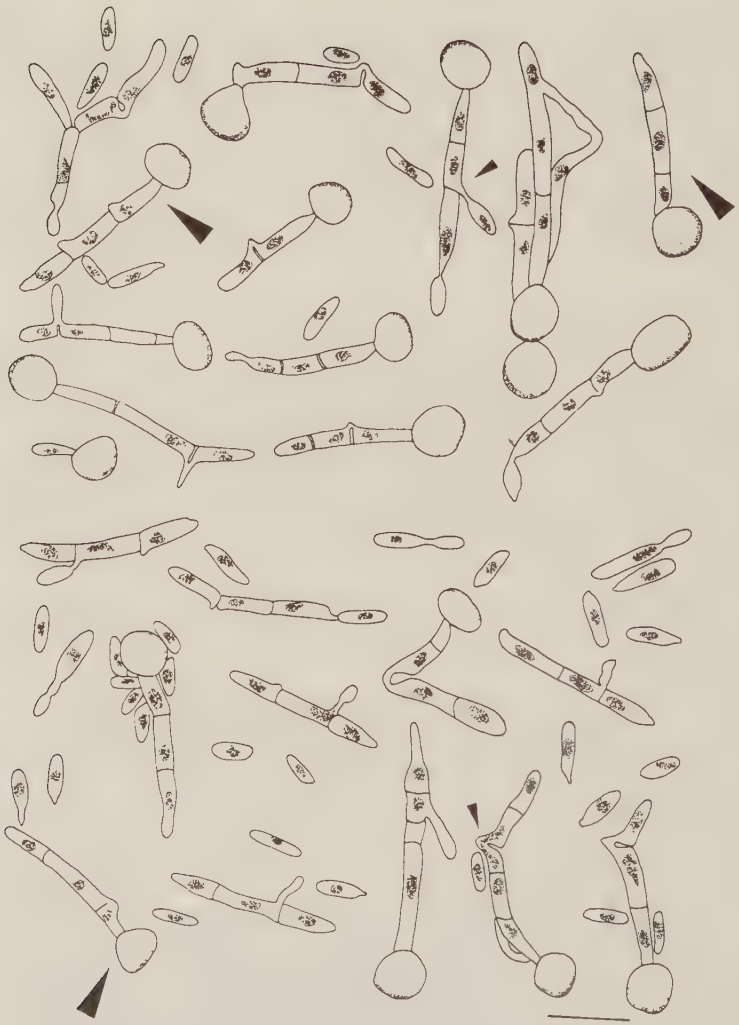
Die Erkenntnisse, die aus den Ergebnissen der Giemsa-Färbung gewonnen werden konnten, entsprechen denen der oben beschriebenen Arten. Die einzelnen Promyzelzellen sind einkernig (T11: große Pfeile). Werden Sporidien gebildet, so teilt sich der Kern der Mutterzelle und ein Tochterkern wandert in die Sporidie (T11: kleiner Pfeil). Die Fusionsbrücken zwischen Promyzelzellen dienen der Kernwanderung (T11: kleiner Pfeil).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Sporenwand von U. hordei gleicht in ihrem Aufbau dem der bisher besprochenen Arten. Es lassen sich hier ebenso die vier Wandschichten W1-W4 feststellen (Abb. 12). Auch die Asymmetrie der Schicht W3 ist hier vorhanden. Oberflächenornamente fehlen. Die Sporen sind glattwandig, was die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme (Abb. 13) am besten verdeutlicht. Auch bei U. hordei ist die Spore an der dünneren Wandseite brüchig. Getrocknetes Material, wie es für das REM verwendet wurde, kollabiert hier leicht. Im Innern der Spore befindet sich ein Kern (N) mit Nucleolus (Nc) (Abb. 12a, 13a) sowie einige Lipidtropfen (L). Mitochondrien sind nur schwer zu erkennen (Abb. 13: Pfeil). Das Plasmalemma zeigt auch hier die bereits beschriebenen Einstülpungen (Abb. 12: Pfeile).

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Die Sporenkeimung verläuft in gleicher Weise wie für U. kolleri beschrieben. An der dünnen Sporenwandseite wächst das Promyzel nach außen. Dabei durchbrechen das Plasmalemma und Teile der Wandschicht W1 die übrigen Sporenwandschichten, die aufgefranst zu beiden Seiten das junge Promyzel begrenzen. Die Promyzelwand wird im Verlauf ihrer Entwicklung durch Neusynthese von Wandmaterial dicker und zeigt den lamellären Charakter der Basidiomycetenwände (Abb. 14). Das Cytoplasma der Mutterspore wird durch ein Septum fast noch innerhalb der Spore vom Promyzelcytoplasma getrennt (Abb. 14b, 15). Ein Kern (N) bleibt



Tafel 11: Gekeimte Brandsporen von U. hordei nach Giemsa-Färbung

in der Spore zurück. In jedem Promyzelabschnitt ist ein Kern (N) erkennbar (Abb. 15). Die Septen entstehen wiederum durch Invagination einer inneren Wandschicht (Abb. 14b). Poren konnten bei U. hordei nicht gefunden werden.

Bei der Beschreibung der Keimung mit Hilfe des LMs wurde bereits auf die Ausbildung eines kurzen Halsstückes bei der Sporidiensprossung hingewiesen. Untersuchungen mit dem TEM liefern detailliertere Informationen über dieses Halsstück. Abb. 16a zeigt einen Ultradünnschnitt durch eine sprossende Sporidie. Deutlich erkennbar das kragenförmige Aufreißen der äußeren Zellwandschicht (Abb. 16a: Pfeile, 16b), wie es für Basidiomyceten typisch ist. Direkt oberhalb dieses Kragens ist ein eingezogenes Septum zu erkennen (Abb. 16a, 16b). Am Ende des kurzen, von einer Vakuole (Va) erfüllten Halsstückes , kann man die beginnende Bildung eines zweiten Septums verfolgen (Abb. 16b: Pfeile). Die Vakuole scheint durch diesen Vorgang ebenfalls durchtrennt zu werden. In T9: 8, 18 sind Stadien der Sporidiensprossung dargestellt, wo bereits beide Septen eingezogen, die Sporidien aber noch nicht voneinander getrennt sind. Offensichtlich sind die Sporidien in der Lage, mehrmals hintereinander Sporidien in der oben geschilderten Weise abzuschnüren, was die mehrfach aufgefranste Zellwand dokumentiert (Abb. 16c, 17). Der ganze Vorgang geht mit einer Verlängerung des Halsstückes einher (Abb. 16c).

Abb. 12: U. hordei auf Hordeum vulgare

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
Wandschichten W1-W4
Plasmalemma P mit Einstülpung (Pfeil)
Kern N
Nucleolus Nc
Lipidtropfen L

b) Sporenwand

a
P
W1
L
N
Nc
W2
W3
W4
b

Abb. 13: U. hordei auf Hordeum vulgare

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
   Kern N
   Lipidtropfen L
   Mitochondrien? (Pfeile)

b) Sporen (REM)

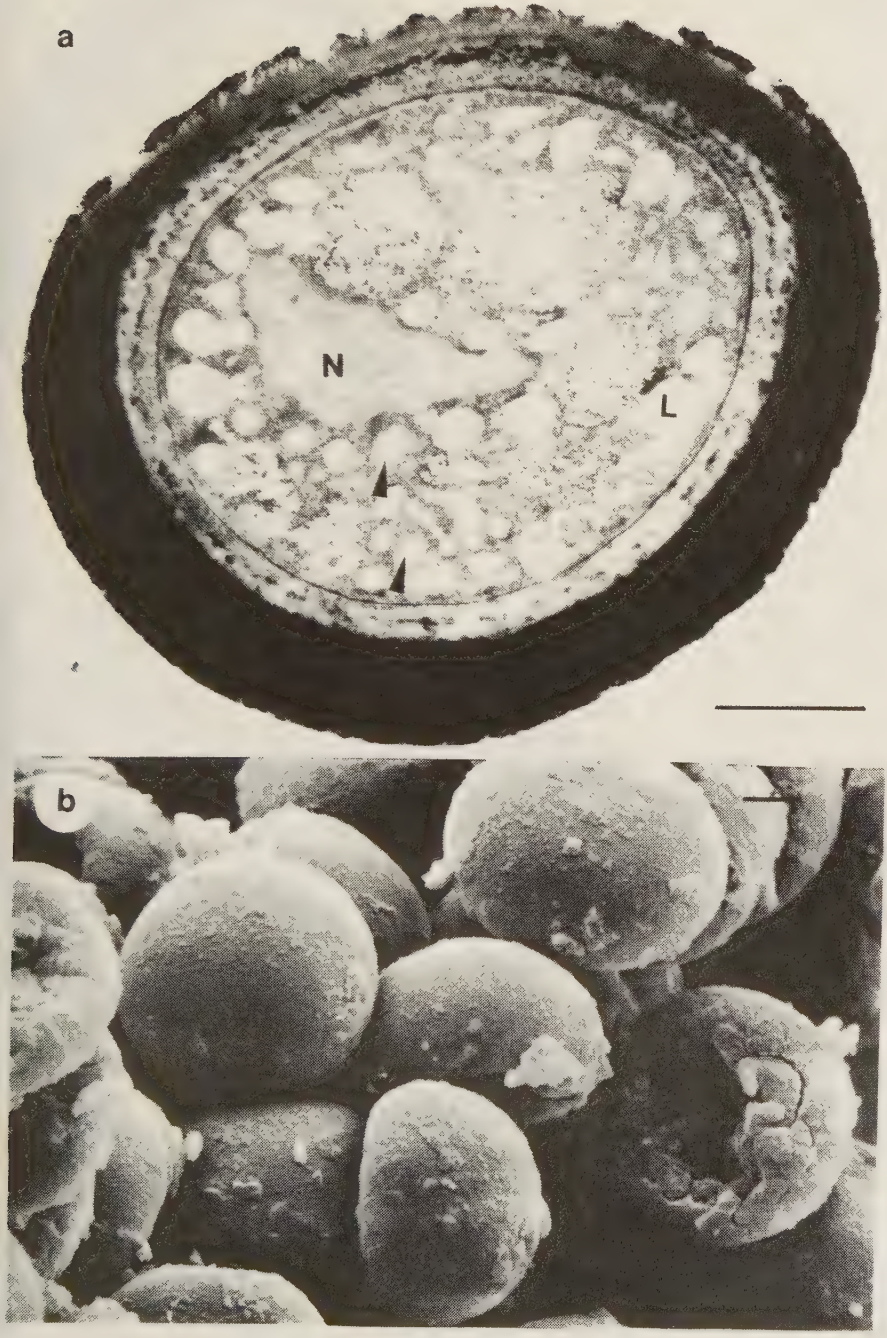

a
N
L
b

Abb. 14: U. hordei auf Hordeum vulgare
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) beginnende Keimung
Kern N

b) Septum in Sporennähe

a
N
b

Abb. 15:

U. hordei auf Hordeum vulgare
Ultrastruktur der Sporenkeimung
Medianer Ultradünnschnitt
einer gekeimten Spore

Kern N

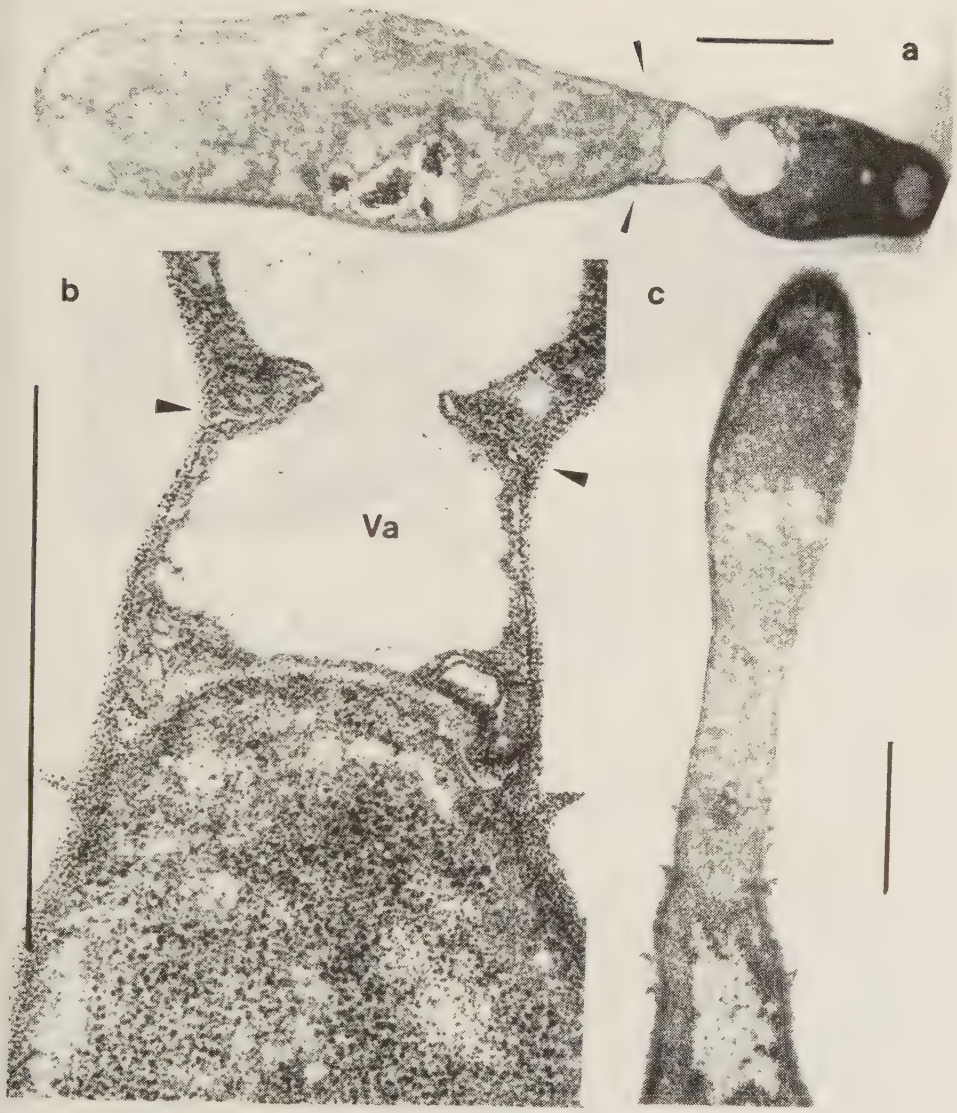


Abb. 16: U. hordei auf Hordeum vulgare
Sporidiensprossung

Vakuole Va

a) Kragen durch Pfeile gekennzeichnet

b) Beginnende Septenbildung durch Pfeile gekennzeichnet

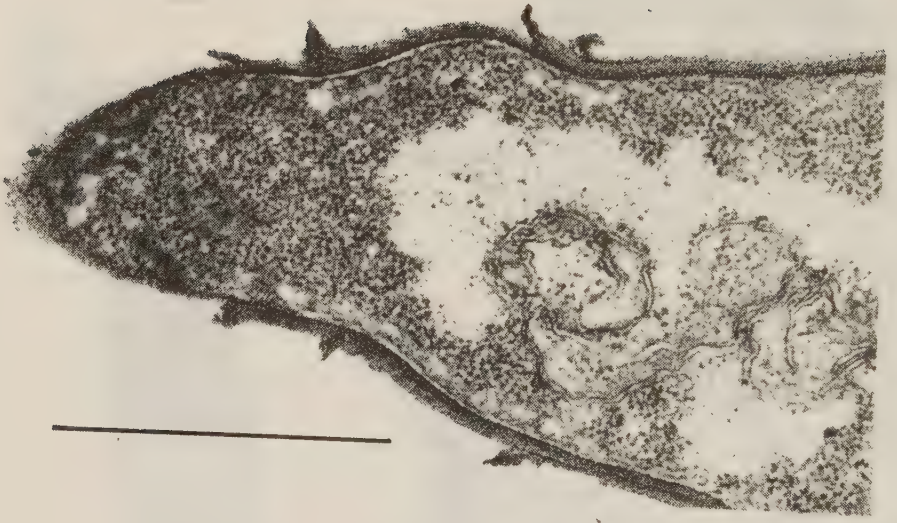


Abb. 17: U. hordei auf Hordeum vulgare
Sporidiensprossung

3.1.4. Ustilago nuda (Jens.) Rostrup

Dieser Pilz ist alljährlich auf unseren Wintergerstenfeldern in ausreichender Anzahl zu finden.

Befall

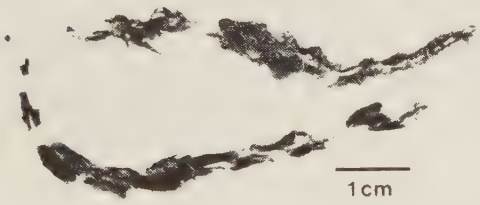
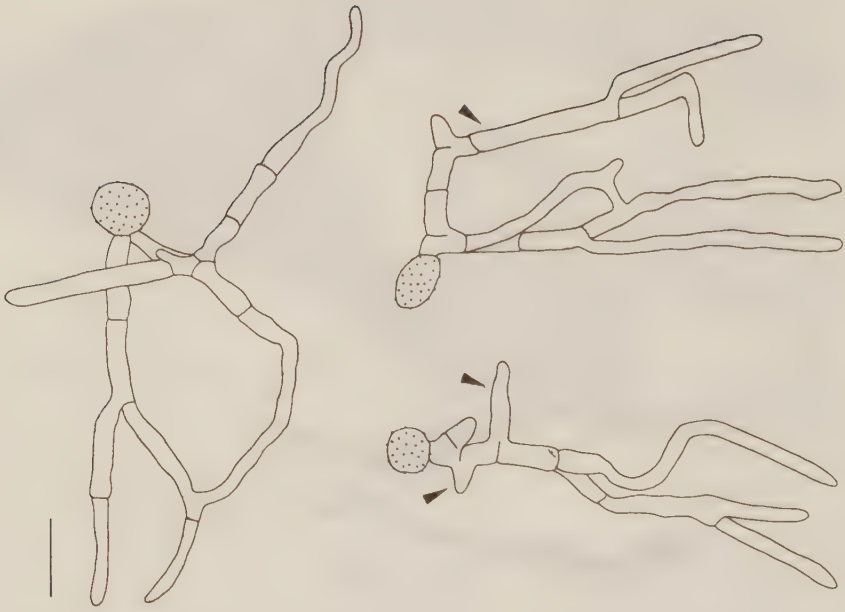


Abb. 18: Befallsbild von U. nuda auf Hordeum vulgare

U. nuda ist auch als der Flugbrand der Gerste bekannt. Die Sporenlager sind zu Beginn ihrer Entwicklung noch von einem dünnen, silbrighellen Häutchen, der verkümmerten Deckspelze, umschlossen, die sehr bald aufreißt, so daß noch vor der Reife des gesunden Korns die Sporen ausgestreut und durch den Wind verbreitet werden können. Grannen werden zwar noch ausgebildet, sind aber gegenüber denen von gesunden Pflanzen im Wuchs stark reduziert. Wenn das Korn reif ist, sieht man in einem befallenen Feld zwischen den gesunden Ähren aufrechte Halme mit Ährenrudimenten. Die Sporen sind bereits alle ausgestreut und es ist nur noch der Halm übrig. Die Sporenmasse ist dunkelbraun pulvrig (Abb. 18).



Tafel 12: Gekeimte Brandsporen von U. nuda auf MYP-Agar

Sporen (LM)

Die Sporen haben im Lichtmikroskop bei Ölimmersion (2000-fache Vergrößerung) eine hellbraun hyaline Farbe. Die Oberfläche ist mit feinen Warzen besetzt. Charakteristisch ist bei dieser Art ebenfalls die asymmetrische, an einer Seite heller erscheinende Sporenwand. Der Sporendurchmesser beträgt 6 - 7 µm.

Keimung (LM)

Selbst bei reichlichem Nährstoffangebot auf MYP-Agar keimen die Sporen von U. nuda in der gleichen Weise wie bei geringem Nährstoffangebot der Objektträgerkulturen, und zwar immer mit einem hyphenförmigen Promyzel, niemals mit Sporidien. Bereits nach kurzer Zeit sind zahlreiche Kopulationen zwischen den einzelnen Promyzelzellen zu finden (T12: Pfeile), die erneut zu Hyphen auswachsen und in mannigfacher Weise

mit anderen Hyphen fusionieren. Nach kürzester Zeit ist die gesamte Agarfläche mit Myzel überwachsen. In Sporennähe kann man oft plasmaleere Zellen finden.

Giemsa - Färbung

Betrachtet man die unterschiedlichen Entwicklungsstadien giemsagefärbter Keimungspräparate (T13), so stellt man fest, daß bereits unmittelbar nach Heraustreten des Promyzels der dikaryotische Zustand hergestellt wird. Über die ausgebildeten Kopulationsbrücken findet die Kernwanderung statt (T13: 17 Pfeil). Eine Zelle ist danach leer, die andere besitzt zwei Kerne (T13: 1, 3, 5, 10-12, 14, 15, 17, 19, 20). Kopulationen finden auch zwischen nicht benachbarten, kompatiblen Zellen statt (T13: 13, 15). Die Kopulationsbrücke kann auch hyphenförmig auswachsen. Beide Kerne wandern in diese Hyphe (T13: 10). Gesetzmäßigkeiten, nach denen die Kernteilungen und Kernwanderungen ablaufen, konnten nicht festgestellt werden.

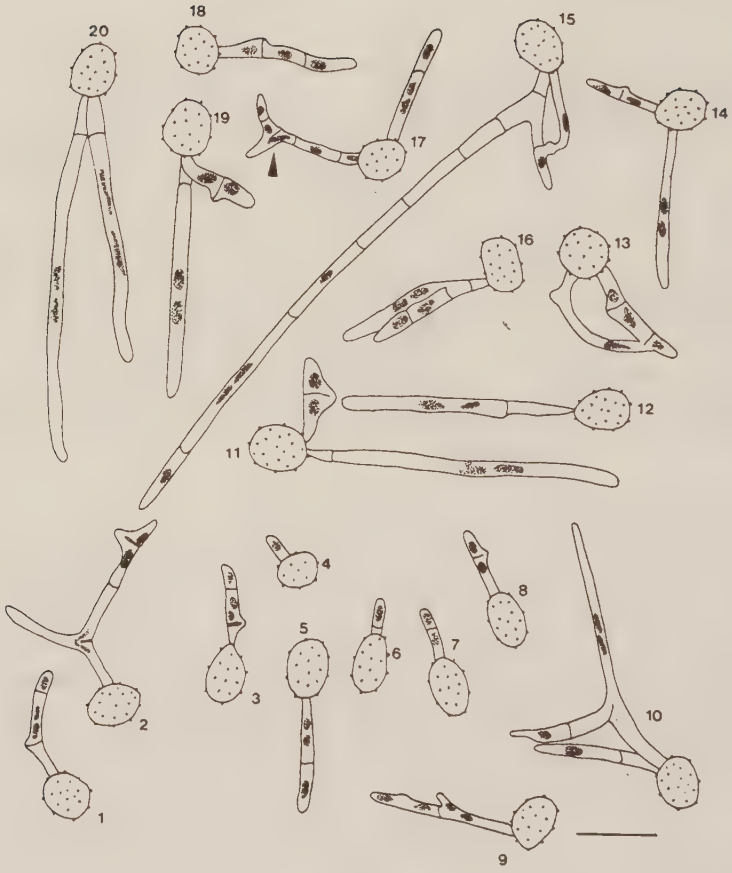
Sporenmorphologie (TEM und REM)

Der Aufbau der Sporenwand entspricht der bereits beschriebenen mit den Schichten W1-W4 (Abb. 19). Die Warzen werden von der elektronenundurchlässigen, dunklen Schicht W3 gebildet, die auch bei U. nuda unterschiedlich dick ist. Form und Verteilung der Warzen sind am besten in der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme zu sehen (Abb. 20b). Die abgestumpfte Kegelform der Warzen entspricht der von U. avenae.

Das Cytoplasma enthält zentral einen Kern (N) mit Nucleolus (Nc). Daneben finden sich zahlreiche Mitochondrien (M) von unterschiedlicher Form und Größe und Lipidtropfen (L). Plasmalemmaeinstülpungen sind ebenso wie bei den oben beschriebenen Arten vorhanden (Abb. 19, 20a: Pfeile).

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Die Sporenkeimung verläuft nach dem gleichen Prinzip, wie schon für U. kolleri und U. hordei beschrieben. Das Plasma-



Tafel 13: Gekeimte Brandsporen von U. nuda nach Giemsa-Färbung

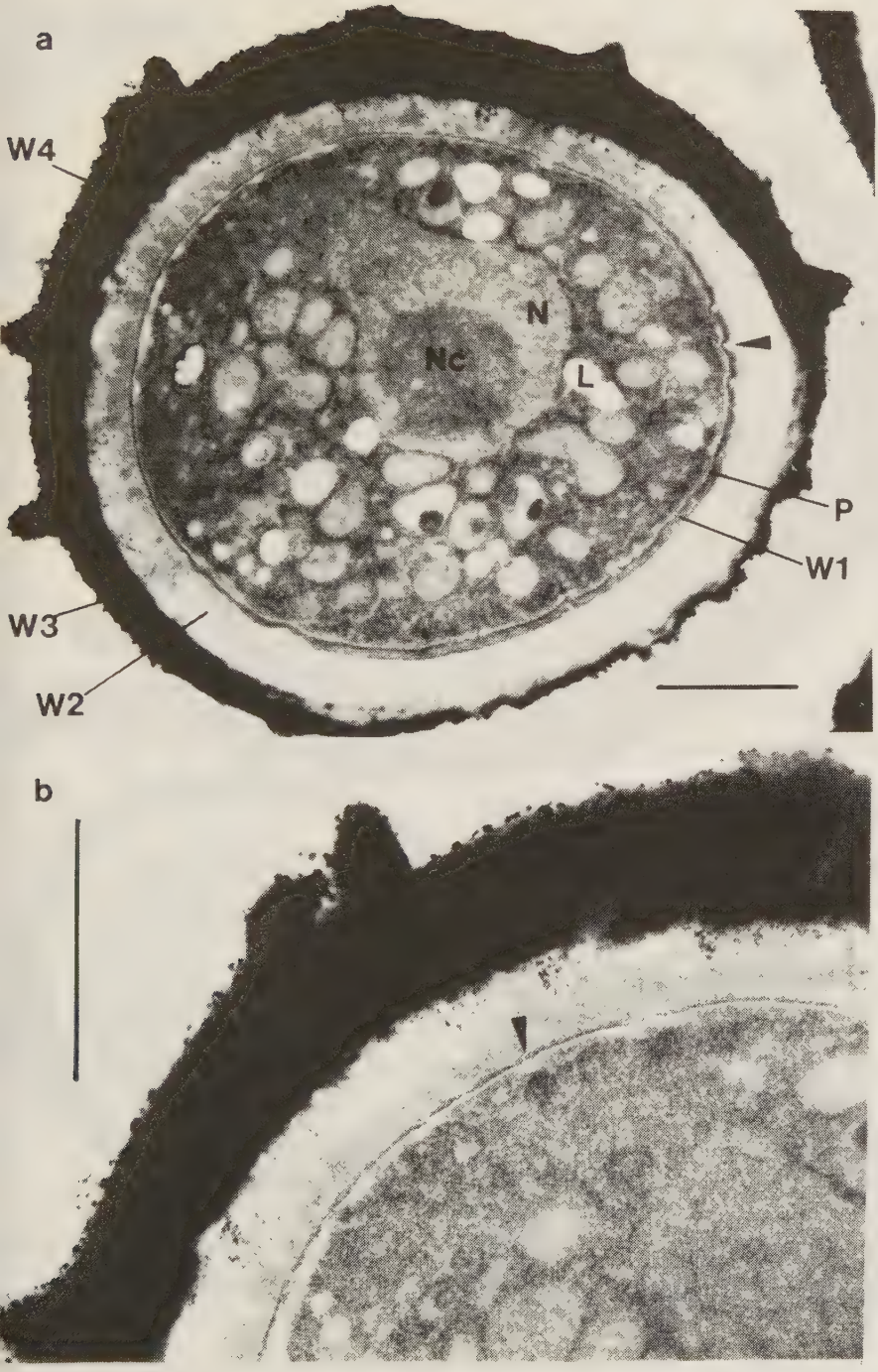
lemma mit Teilen der Wandschicht W1 bricht durch die übrigen Wandschichten nach außen (Abb. 21a) und wächst zum Promyzel heran. Die Wand des Keimschlauches wird im Laufe der Entwicklung durch Anlagerung neuen Wandmaterials dicker und nimmt lamellären Charakter an (Abb. 21b, 22a). TEM-Aufnahmen älterer Keimungsstadien zeigen häufig leere Sporen mit einem sporennahen Septum (Abb. 22b). Ein Ultradünnschnitt durch eine Kopulationsbrücke benachbarter Zellen zeigt (Abb. 22a), daß bei Bildung dieser Fusionsstelle Zellwandmaterial an der Invaginationsstelle des ehemalig durchgehenden Septums aufgelöst wurde. Wächst diese Kopulationsbrücke zu einer Hyphe aus, wie es lichtmikroskopisch beobachtet werden konnte, so reißen äußere Zellwandschichten fransig auf (Abb. 22a: Pfeile). Wie bei der Hefe- bzw. Sporidiensprossung wachsen nur innere Schichten nach außen. In den Septen konnten keine Poren gefunden werden.

Abb. 19: U. nuda auf Hordeum vulgare

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

Wandschichten W1-W4
Plasmalemma P mit Einstülpung (Pfeil)
Kern N
Nucleolus Nc
Lipidtropfen L

b) Sporenwand


a
W4
N
Nc
L
P
W1
W3
W2
b

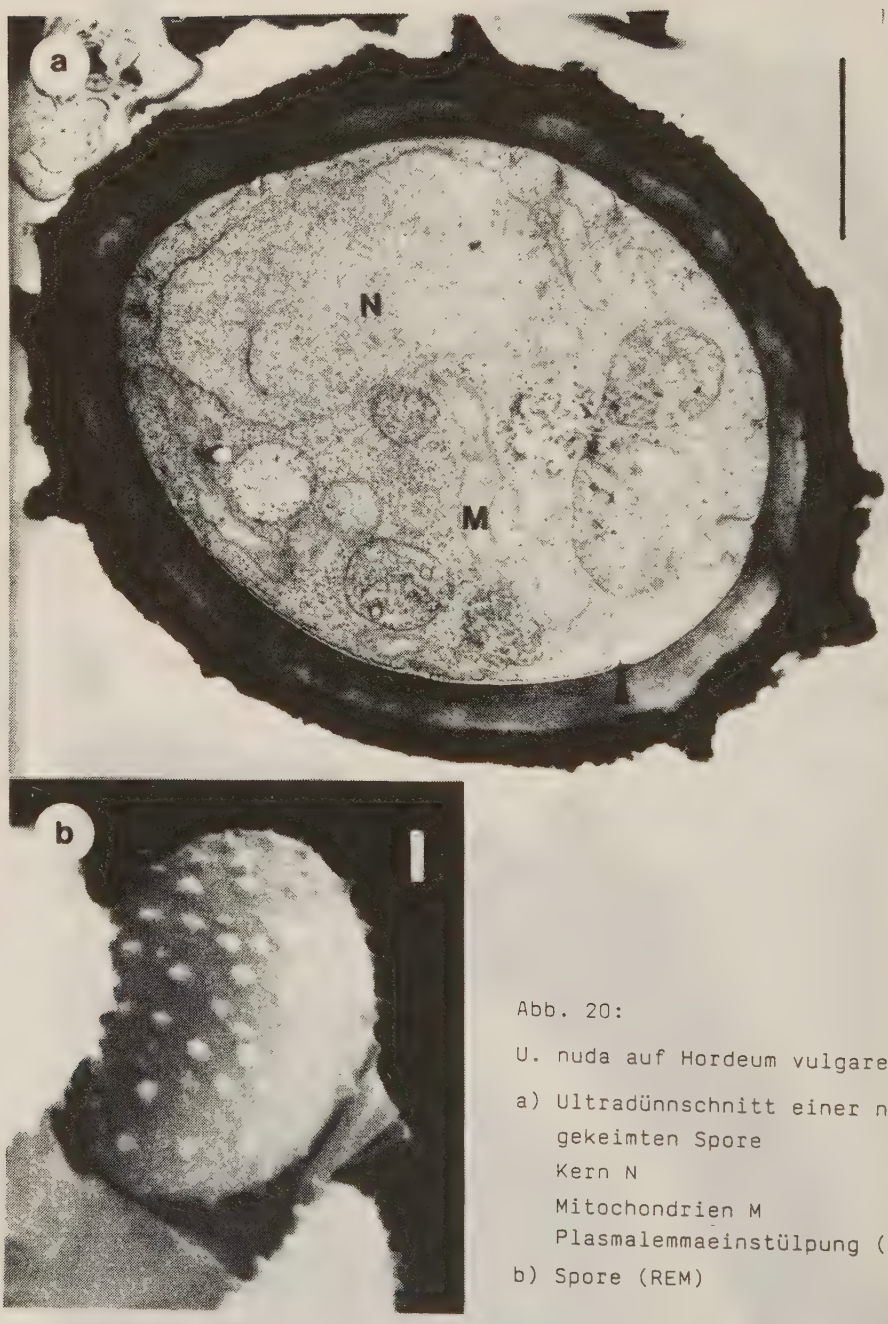


Abb. 20:

U. nuda auf Hordeum vulgare

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
Kern N
Mitochondrien M
Plasmalemmaeinstülpung (Pfeil)

b) Spore (REM)

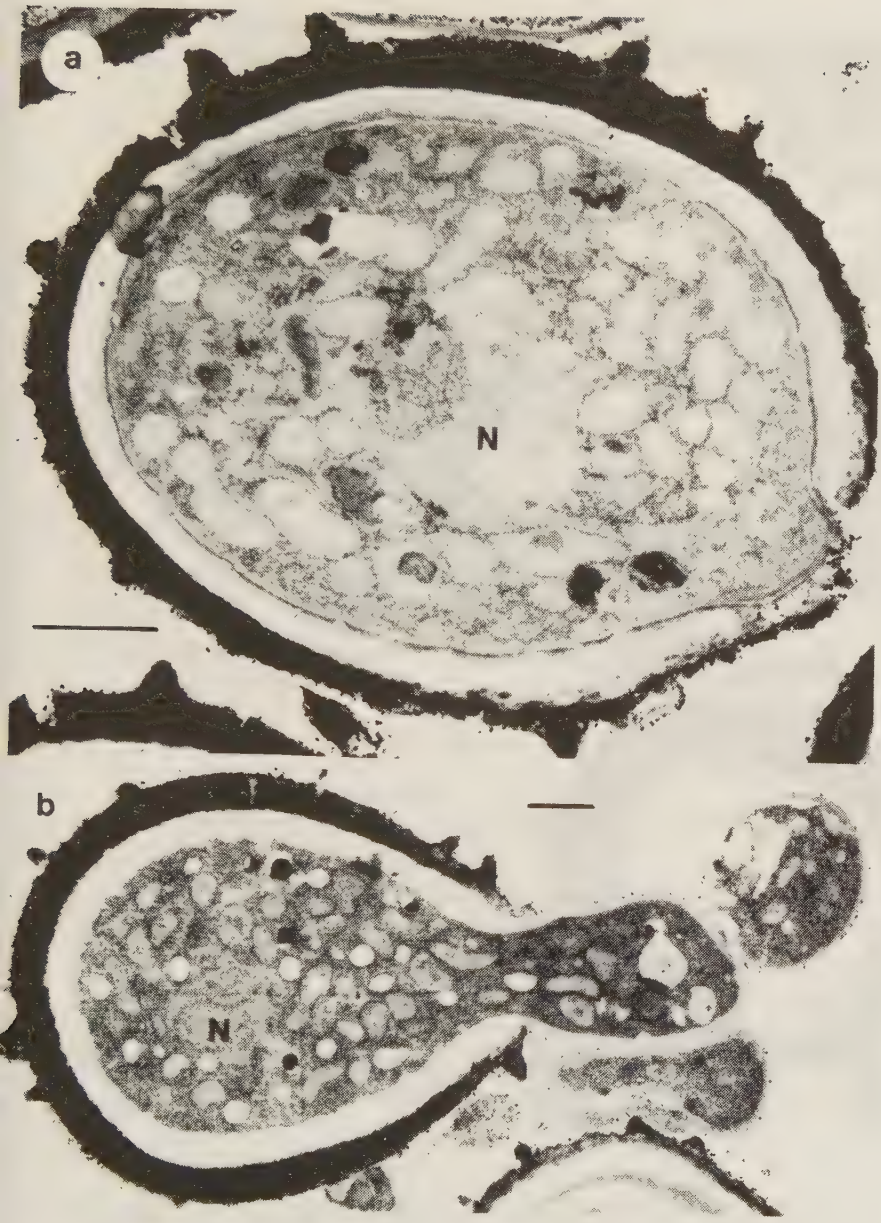
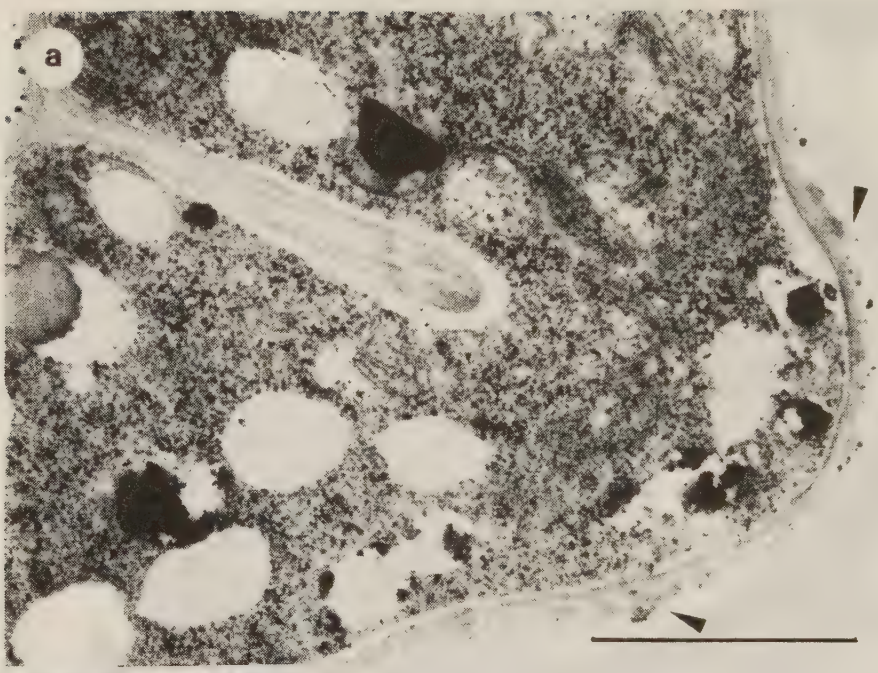


Abb. 21: U. nuda auf Hordeum vulgare
Ultrastruktur der Sporenkeimung



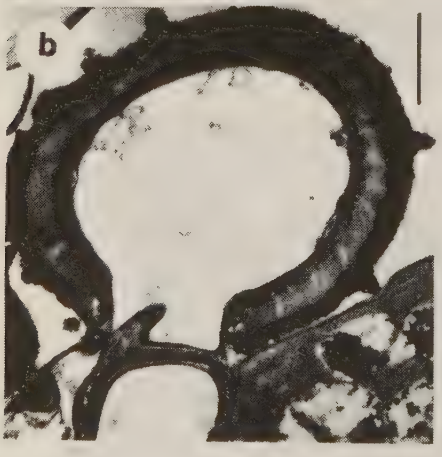


Abb. 22:

U. nuda auf Hordeum vulgare
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) Kopulationsbrücke zwischen benachbarten Zellen

b) Mehrere Tage alte Kultur
Leere Spore mit sporennahem Septum

3.1.5. Ustilago perennans Rostrup

U. perennans kommt auf Arrhenatherum elatius in der Umgebung von Tübingen häufig vor.

Befall

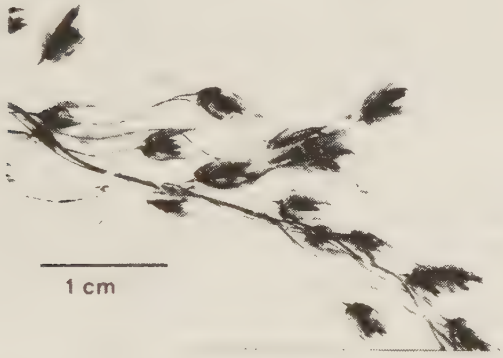


Abb. 23: Befallsbild von U. perennans auf Arrhenatherum elatius

U. perennans zerstört die inneren Ährchenteile, manchmal auch die Ährchenachsen vom Glatthafer Arrhenatherum elatius. Die Hüllspelzen sind kaum und die Deckspelzen meist nur in den basalen Bereichen befallen. Die Grannen werden vollständig ausgebildet. Die äußeren Spelzen sind bei Sporenreife etwas abgespreizt und unterstützen somit eine optimale Verbreitung der pulvrig dunkelbraunen Sporenmasse (Abb. 23).

Sporen (LM)

Die Sporen sind im Lichtmikroskop bei Ölimmersion (2000-fache Vergrößerung) hellbraun. Die Oberfläche ist warzig und die Sporenwand ist, wie schon bei den bisher beschriebenen Arten, an einer Seite verdickt. Der Durchmesser beträgt 5 - 6 µm.

Keimung (LM)

Die Keimungsversuche dieser Art wurden ausschließlich auf Objektträgern bei Zimmertemperatur durchgeführt. Das Keimungsbild entspricht weitgehend dem von U. avenae unter denselben Bedingungen (T14). Die schlanken Promyzelien weisen häufig Septen mit einer Doppelstruktur auf (T14: 3, 9, 13, 14, 17-22). Benachbarte Zellen stehen über Kopulationsbrükken miteinander in Verbindung (T14: 3-5, 7-9, 11, 13, 14, 18, 22, 25). Zuweilen werden Sporidien gebildet (T14: 13, 24, 25). Die Sporidien zeigen noch am Promyzel hängend das bereits beschriebene Halsstück (T14: 13, Pfeil). Oft wächst ein zweites Promyzel aus derselben Spore (T14: 5, 20).

Giemsa - Färbung

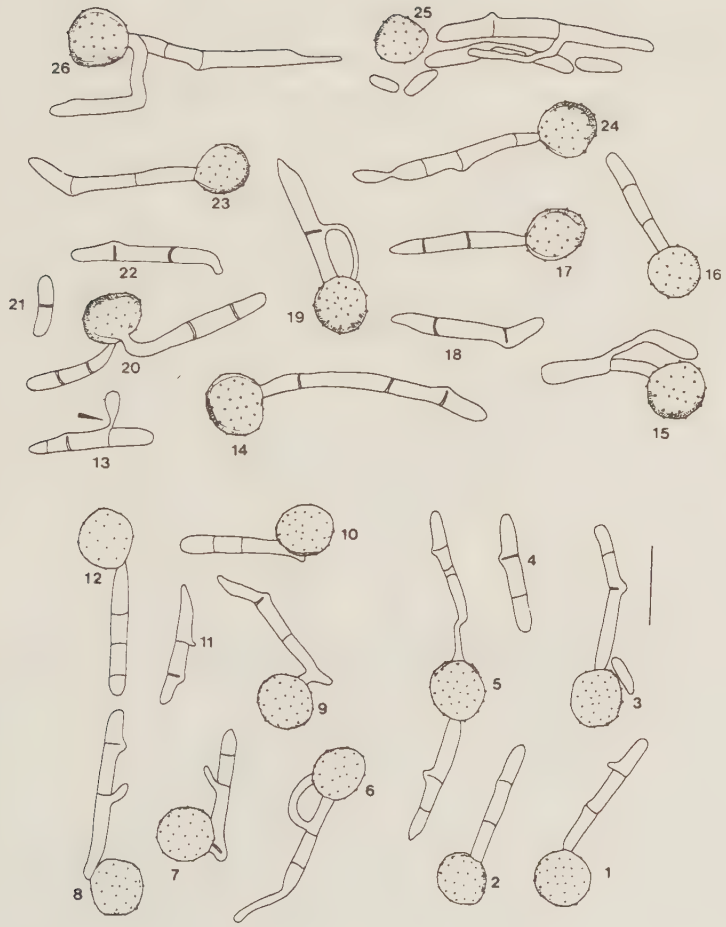
Die Promyzelzellen sind zum größten Teil einkernig (T15: alle Figuren außer die mit Pfeil gekennzeichnete), was auch für die Sporidien gilt. Spätere Entwicklungsstadien sind in Tafel 15 nicht erfaßt.

Sporenmorphologie (TEM und REM)

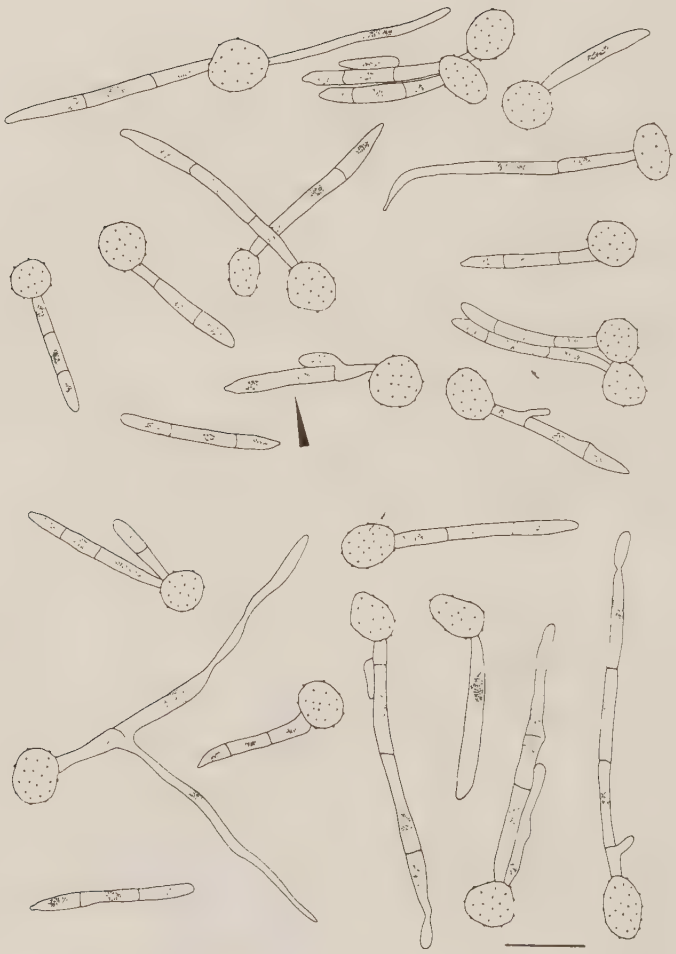
Auch die Sporenwand von U. perennans folgt dem bisher beschriebenen Bauplan (Abb. 24, 25: W1-W4). Die Dicke der einzelnen Schichten ist etwas geringer als bei den übrigen Arten dieser Gruppe. Das Cytoplasma enthält einen Kern (N) und zahlreiche Mitochondrien (M) (Abb. 24a). Die Form und Verteilung der Warzen wird durch Gegenüberstellung des Ultradünnschnittes einer Spore und der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme verdeutlicht (Abb. 25).

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Die Sporenkeimung folgt ebenfalls dem bisher besprochenen Schema. Abb. 26 gibt zwei Anfangsstadien der Keimung wieder, Abb. 27a einen medianen Schnitt durch ein Promyzel mit drei Septen. In Sporennähe konnte kein Septum gefunden werden. Der Sporeninhalt ist hier schon einer beginnenden Vakuolisierung



Tafel 14: Gekeimte Brandsporen von U. perennans auf Objektträgerplatten



Tafel 15: Gekeimte Brandsporen von U. perennans nach Giemsa - Färbung

unterworfen und die Spore wird nach und nach leer. Die Ultrastruktur der Kopulationsbrücken ist mit der für U. nuda beschriebenen vergleichbar (Abb. 27b). Die seitliche und apikale Sporidiensprossung entspricht dem Hefeknospungstyp, wie dies für Basidiomyceten typisch ist. Abb. 28a zeigt eine beginnende seitliche Sprossung. Die aufgefransten äußeren Zellwandschichten (Pfeile) sind deutlich erkennbar. Auch werden meist mehrere Sporidien hintereinander an einer Stelle abgeschnürt, was aus den mehrfach übereinanderliegenden Zellwandresten (Krägen) zu schließen ist (Pfeile in Abb. 28b: Apikale Sporidiensprossung). In einem fortgeschrittenen Stadium der seitlichen Sporidiensprossung wird das auch schon im Lichtmikroskop sichtbare Halsstück deutlich erkennbar (Abb. 28d). An der Basis ist wieder der Kragen sichtbar (Abb 28c, d: Pfeile). In einem Septum eines Promyzels (Abb. 27a: Pfeil) konnte eine porusähnliche Struktur (Abb. 28e:stark vergrößert) gefunden werden. Der obere Teil ist geschlossen, wodurch die eindeutige Interpretation als einfacher Porus erschwert wird. Der Durchmesser dieser Struktur beträgt ca. 0.06 µm.

3.1.6. Getreidebrände: Tabellarische Zusammenstellung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der bisher behandelten Arten (Getreidebrände) sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Abb. 24: U. perennans auf Arrhenatherum elatius

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
Kern N
Mitochondrien M
Plasmalemma P

b) Sporenwand
Wandschichten W1-W4

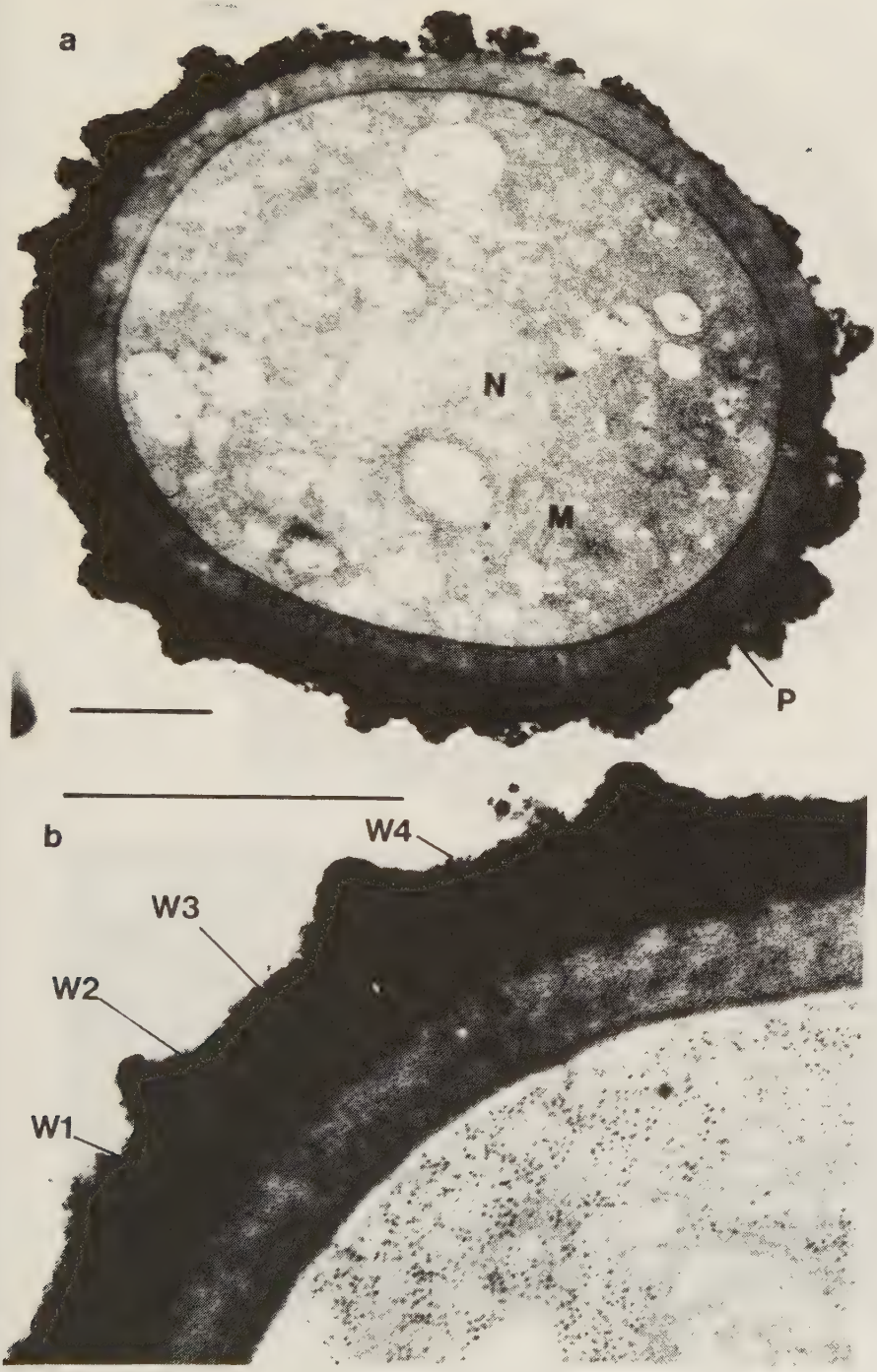

a
N
M
P
b
W4
W3
W2
W1

Abb. 25: U. perennans auf Arrhenatherum elatius

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

b) Spore (REM)

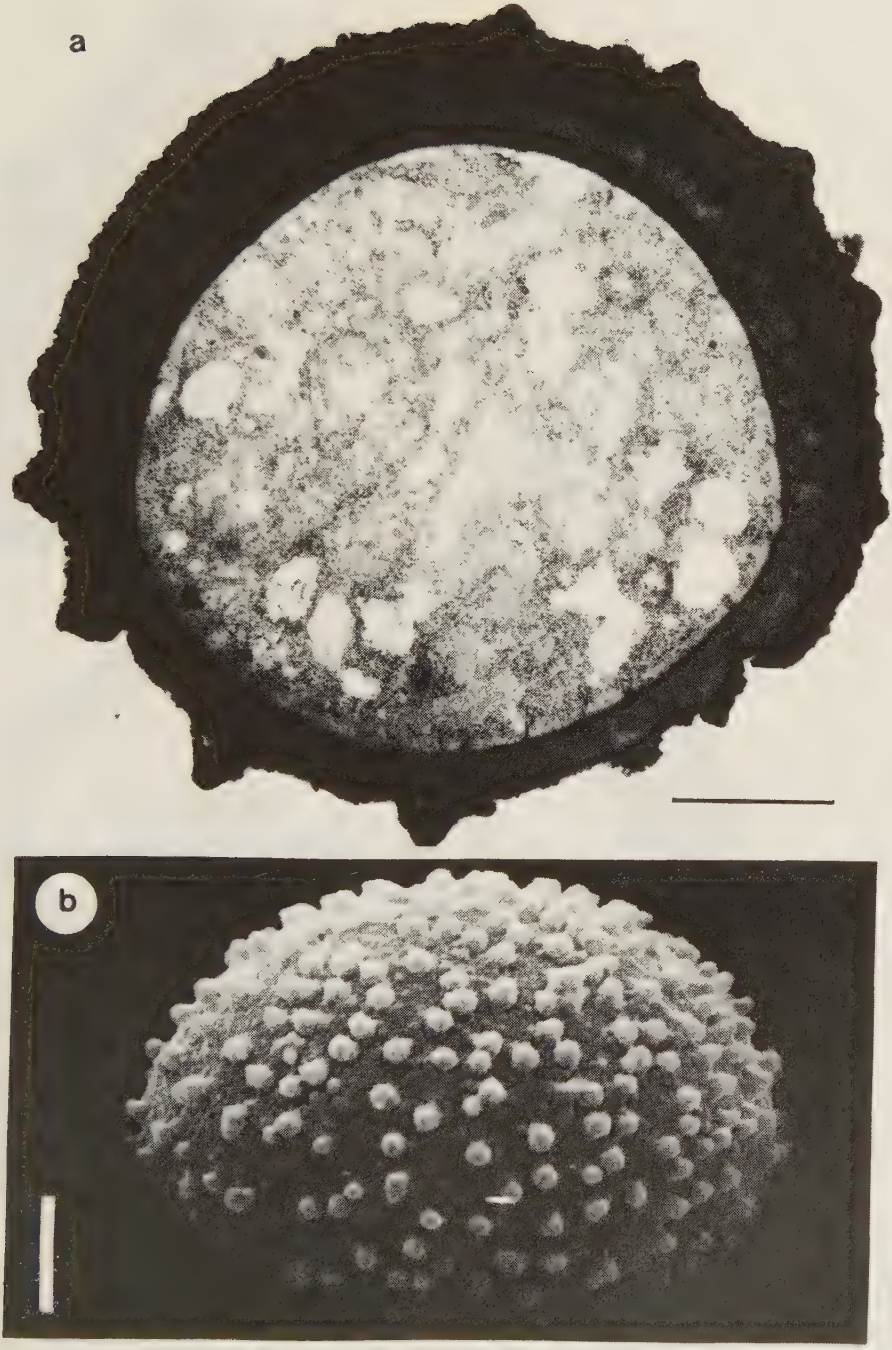
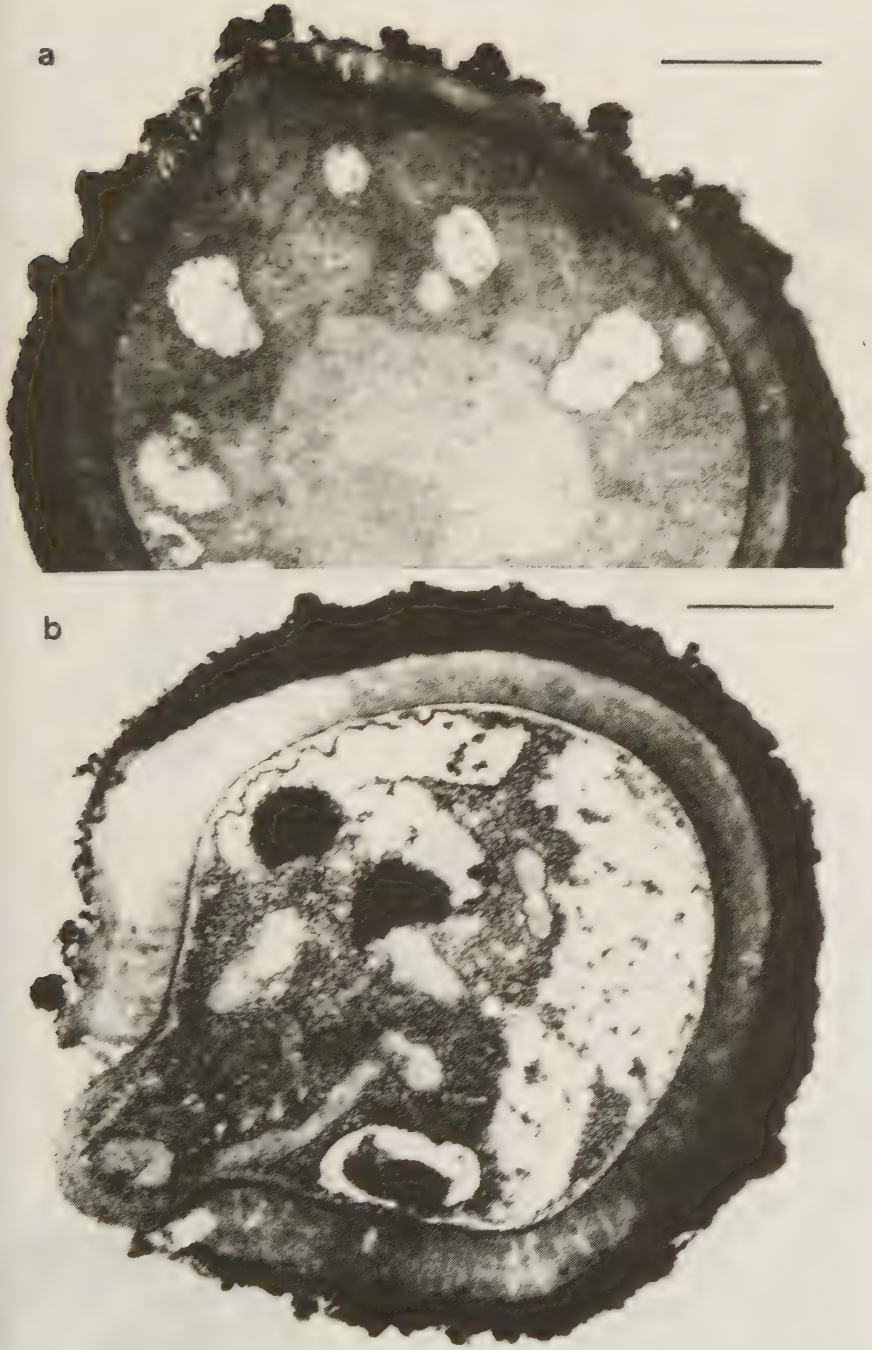

a
b

Abb. 26: U. perennans auf Arrhenatherum elatius
Ultrastruktur der Sporenkeimung
Anfangsstadien der Keimung


a
b

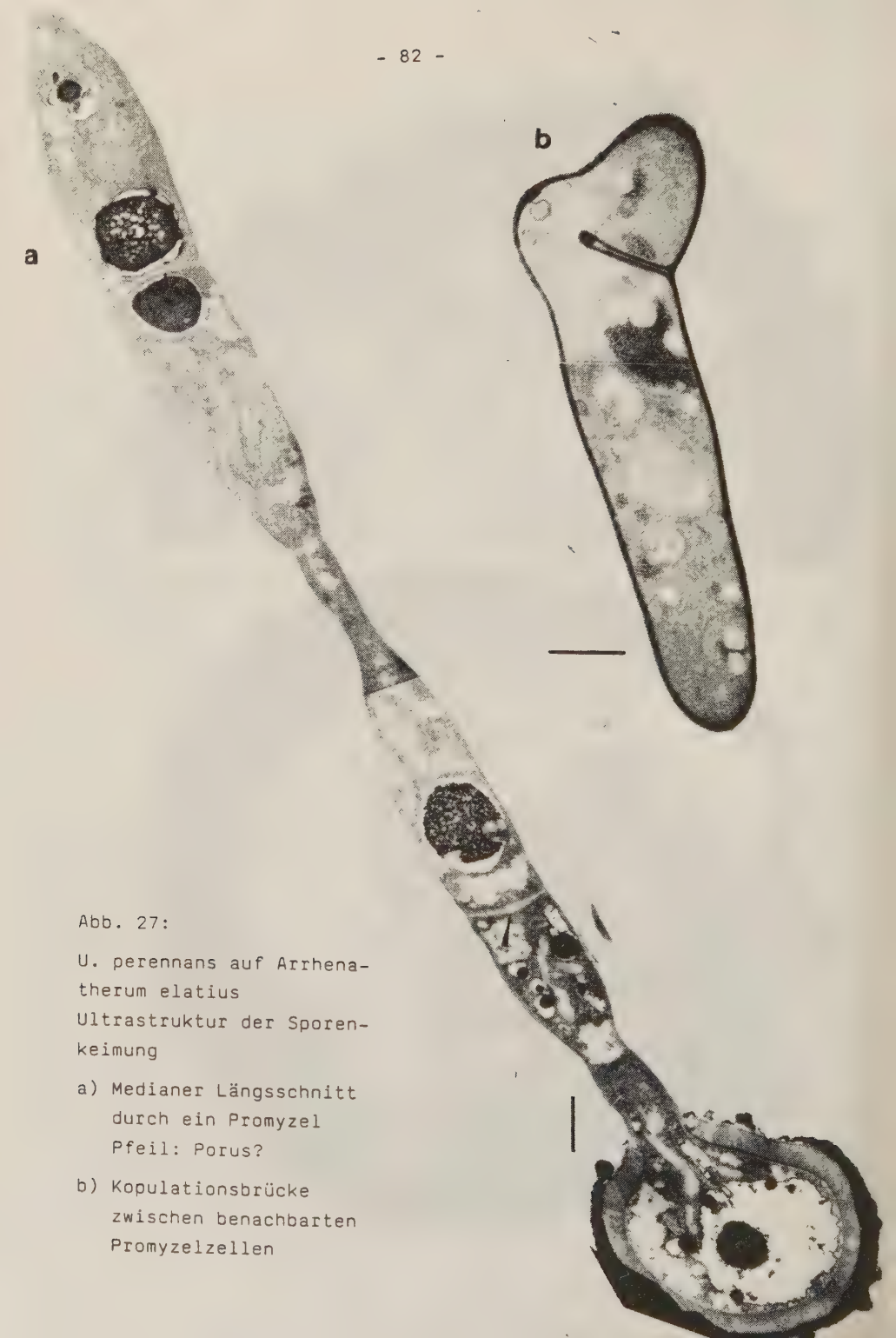


Abb. 27:

U. perennans auf Arrhenatherum elatius
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) Medianer Längsschnitt durch ein Promyzel
Pfeil: Porus?

b) Kopulationsbrücke zwischen benachbarten Promyzelzellen

PARASIT	WIRT	SPOREN	BEFALLSTYP	KEIMUNG	INFEKTION *)
U. hordei	Hordeum vulgare	glatt Ø 5-7 µm	lange verklebt, kompakt Hartbrand	3-4-zelliges Promyzel mit Sporidien	Keimlung
U. kolleri	Avena sativa	glatt Ø 6-7 µm			
U. avenae	Avena barbata	warzig Ø 5-7 µm	pulvrig stäubend Flugbrand		Keimling ?
U. perennans	Arrhenatherum elatius	warzig Ø 5-6 µm			
U. nuda	Hordeum vulgare	warzig Ø 6-7 µm		mit Myzel	Blüten (Narben)

Tabelle 1: Zusammenfassung der Ergebnisse der Getreidebrände

*) Angaben über den Infektionsmechanismus erfolgen nach der Literatur (siehe Diskussionsteil)

Abb. 28: U. perennans auf Arrhenatherum elatius
Ultrastruktur der Sporenkeimung
(Kragen jeweils durch Pfeile markiert)

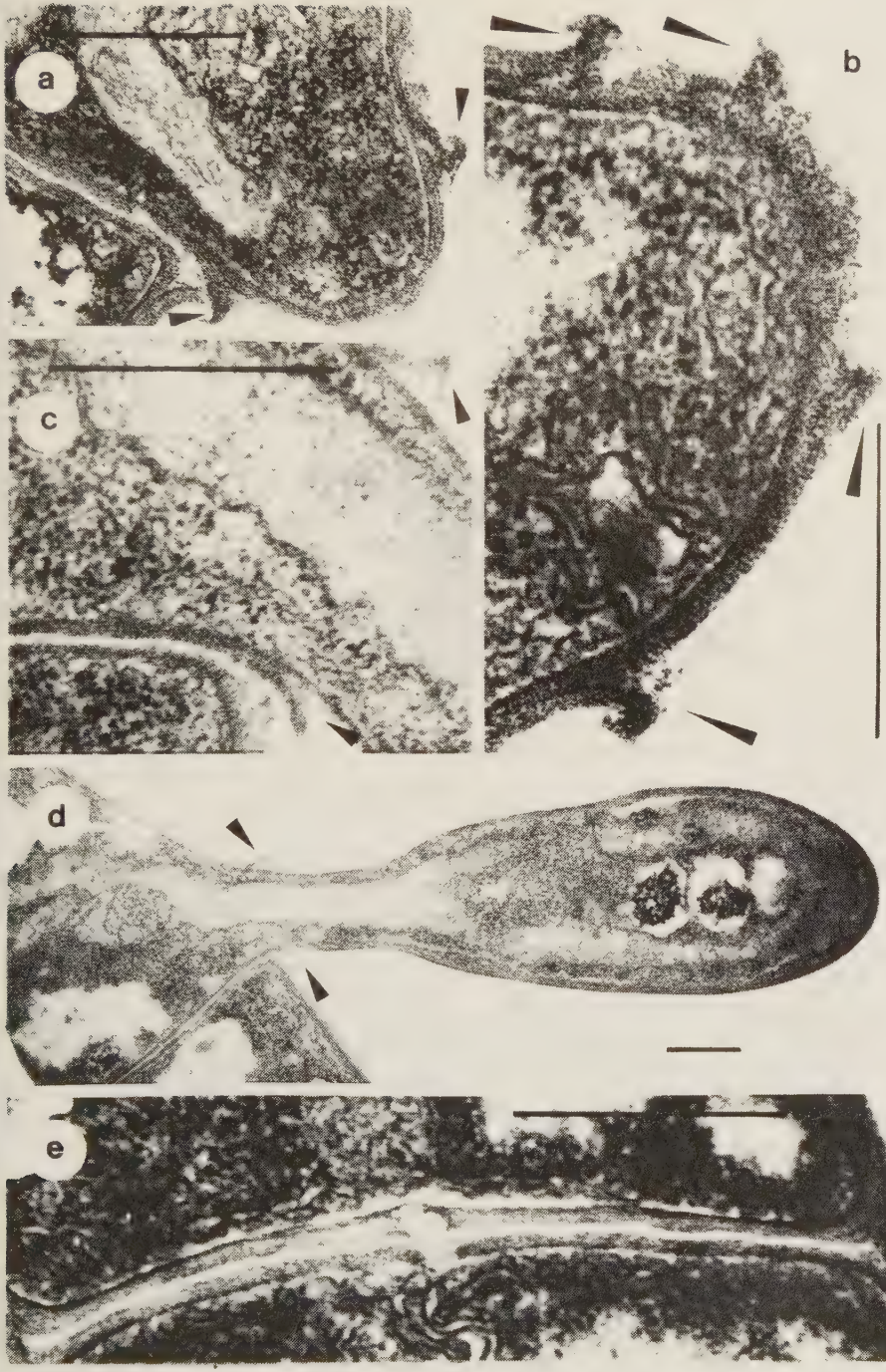
a) seitliche Sporidiensprossung

b) apikale Sporidiensprossung

c,d) seitliche Sporidiensprossung
Sporidie durch Halsstück vom Promyzel getrennt

e) Septum mit an einfachen Porus erinnernder Struktur im Zentrum

(Meßstrich in Abb. a-e entspricht o.5 µm)


a
b
c
d
e

3.2. Der Maisbeulenbrand Ustilago maydis (DC) Corda

Der Maisbeulenbrand gehört zu den wichtigsten Brandpilzen, die als Schädlinge unserer Kulturpflanzen auftreten können.

Befall

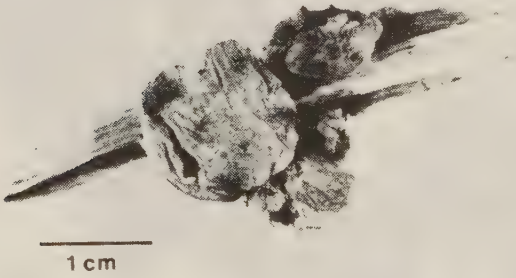


Abb. 29: Befallsbild von U. maydis auf Zea mays

Wie bereits der Name sagt, nimmt er schon wegen des Befallsbildes eine Sonderstellung unter den Arten der Gattung Ustilago ein. Der Befall ist systemisch und somit können die krebsartig aufgetriebenen Sporenlager überall zu finden sein. Meist sind weibliche und männliche Blüten so stark befallen, daß an ihrer Stelle Beulen von mehreren Zentimetern im Durchmesser zu finden sind. Zur Zeit der Reife werden ungeheure Sporenmassen verbreitet, so daß ein Fortbestehen des Pilzes auf alle Fälle garantiert ist (Abb. 29).

Sporen (LM)

Die Sporen sind im LM (Ölimmmersion, 2000-fache Vergrößerung) hell- bis mittelbraun. Die Oberfläche ist mit Warzen besetzt. Der Sporendurchmesser beträgt 8-10 µm.

Keimung (LM)

Die Keimung erfolgt bei Zimmertemperatur auf Objektträgerplatten mit einem drei- bis vierzelligen Promyzel, das sehr bald auseinanderbricht, so daß oft zwei- bis dreizellige Promyzelstücke zu finden sind (T16: 1, 3, 6, 7, 9, 10). Seitlich und endständig werden Sporidien abgeschnürt, die an einem sterigmaähnlichen Halsstück ansitzen (T16: 1, 3, 6, 7, 9). Manchmal wächst nach einer gewissen Zeit aus der Spore noch zusätzlich ein schlauchförmiges Gebilde, das nicht septiert ist (T16: 3, 8).

Giemsa - Färbung

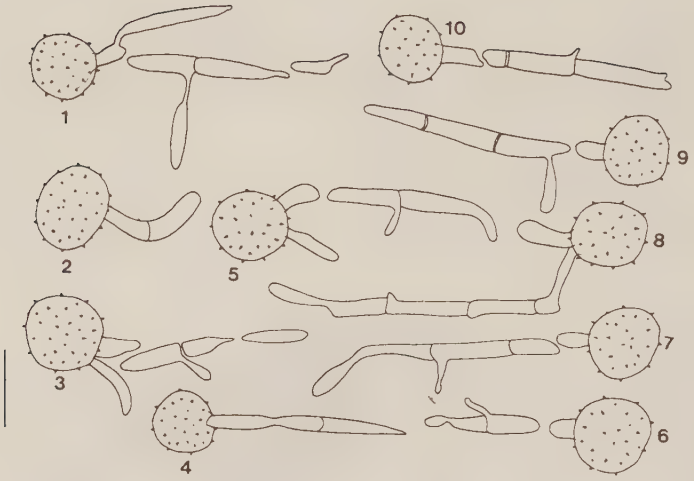
Jede Promyzelzelle und jede Sporidie besitzt einen Kern (T17). Nur in einem Fall wurde eine Sporidie mit zwei Kernen gefunden (T17: Pfeil). In den oben erwähnten schlauchförmigen Auswüchsen aus der Spore kann nicht immer ein Kern gefunden werden.

Sporenmorphologie (TEM und REM)

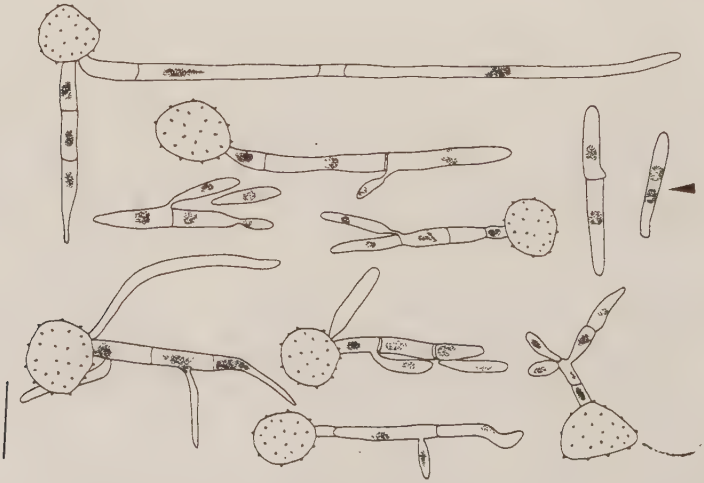
Die Sporenwand einer reifen Spore von U. maydis besteht aus vier Schichten (Abb. 30a, 30c). Dem Plasmalemma (P) folgt eine dünne dunklere Schicht (W1). Daran schließt sich eine breite, graue, lamellär aufgebaute Zone an (W2), die in ihrer unteren Hälfte charakteristische lobiforme Einstülpungen (Lo) aufweist. Auf diese breite Schicht W2 folgt eine schmale, dunkle Schicht (W3). Die Warzen werden von dieser Schicht gebildet. Sie sind kegelförmig und innen hohl (Abb. 30c: Pfeil). Den äußeren Abschluß bildet eine zarte, flockig aussehende Schicht, die auch die Ornamente überzieht (W4). Im REM erweist sich diese Flockenschicht als feine Körnelung (Abb. 30b), die zwischen den eigentlichen Warzen gleichmäßig verstreut auftritt. Im Cytoplasma fällt neben den Mitochondrien (M) die reiche Zahl großer und kleiner Lipidtropfen (L) auf (Abb. 30a).

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Bei der Sporenkeimung wachsen das Plasmalemma und Teile von W1 durch die übrigen Wandschichten hindurch. Diese reißen



Tafel 16: Gekeimte Brandsporen von U. maydis auf Objektträger-platten



Tafel 17: Gekeimte Brandsporen von U. maydis nach Giemsa-Färbung

dabei fransig auf (Abb. 31a: Pfeile). Die Promyzelwand enthält durch Anlagerung von neuem Wandmaterial ihre endgültige Dicke und zeigt den typischen lamellären Aufbau. Bald nach Beginn der Sporenkeimung wird eine Ausbuchtung des Cytoplasmas genau gegenüber dem auswachsenden Promyzel sichtbar (Abb. 31a). Im Cytoplasma der Spore ist in der Nähe der beiden auswachsenden Promyzelien je ein Kern (N) zu erkennen (Abb. 31a). Abb. 31b zeigt ein Entwicklungsstadium, in dem das breite, zuerst gebildete Promyzel einem schmalen, bereits durch ein Septum vom Cytoplasma der Spore getrennten Auswuchs gegenüberliegt. Häufig wächst nur das zuerst gebildete Promyzel weiter, während das gegenüberliegende die Sporenwand nicht ganz durchbricht (Abb. 32a). Cytoplasma von Spore und Promyzel werden durch ein Septum in Sporennähe voneinander getrennt (Abb. 32b: Pfeil). Ebenso ist in diesem Stadium die Zone erkennbar, an der das Promyzel abbricht (kleiner Pfeil).

Abb. 30: U. maydis auf Zea mays

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
   Plasmalemma P
   Wandschichten W1-W4
   Mitochondrien M
   Lipidtropfen L

b) Spore (REM)

c) Sporenwand
   Warze innen hohl (Pfeil)
   Lobiforme Einstülpungen Lo

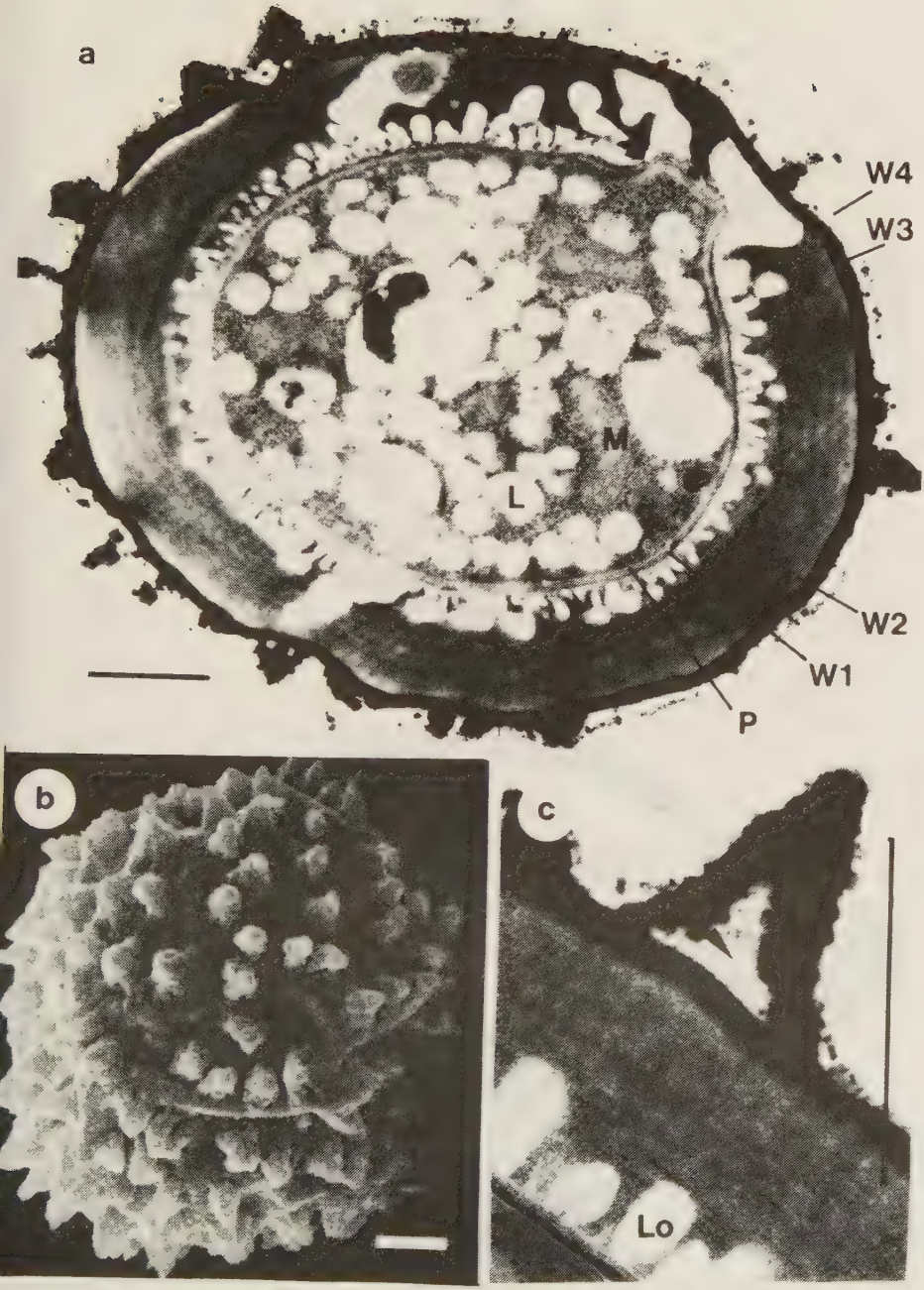
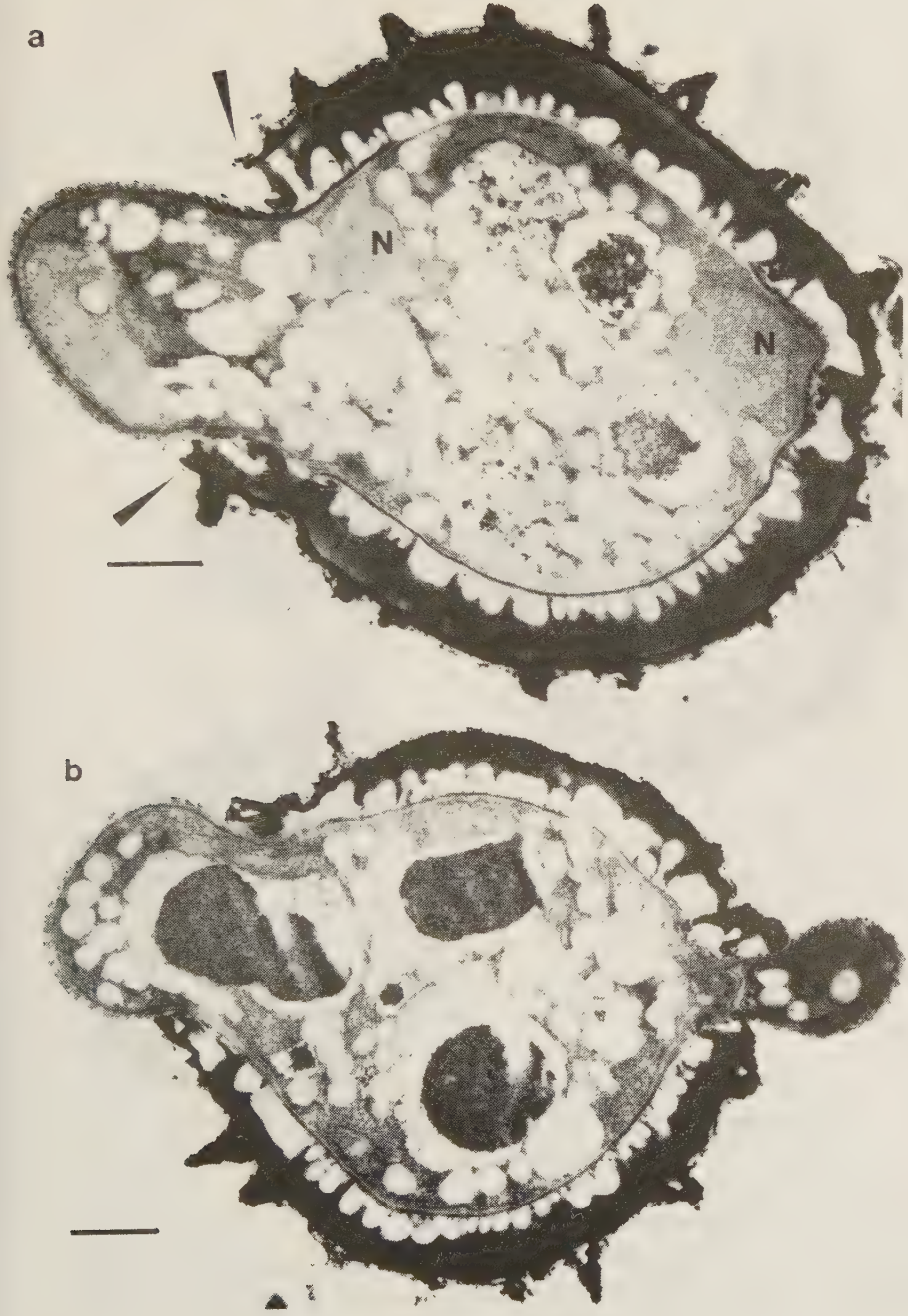

a
W4
W3
M
L
W2
W1
P
b
c
Lo

Abb. 31: U. maydis auf Zea mays
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) beginnende Sporenkeimung mit aufreißenden Wandschichten (Pfeile)
Kern N

b) keimende Spore mit zweitem auswachsendem Promyzel


a
N
N
b

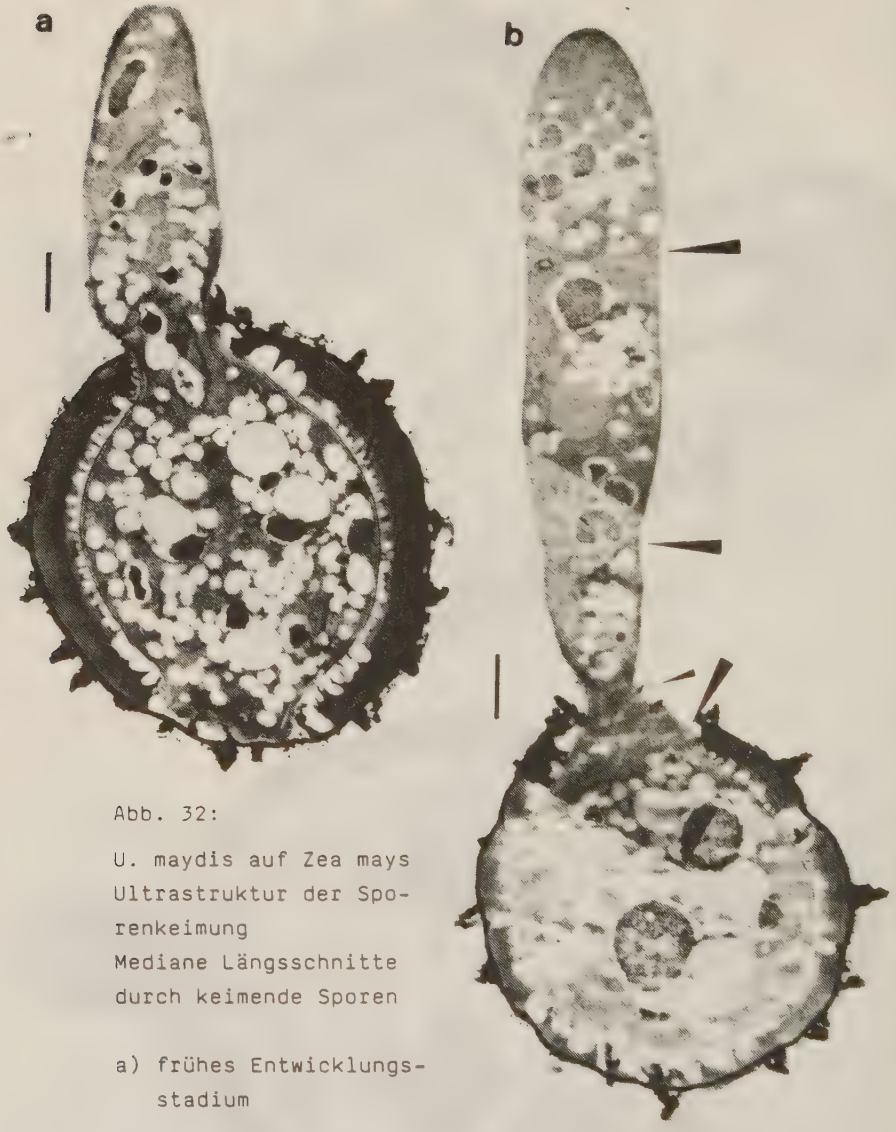


Abb. 32:

U. maydis auf Zea mays
Ultrastruktur der Sporenkeimung
Mediane Längsschnitte durch keimende Sporen

a) frühes Entwicklungsstadium

b) spätes Entwicklungsstadium mit bereits eingezogenen Septen (Pfeile) und Zone, an der das Promyzel später abbricht (kleiner Pfeil)

3.3. Der Streifenbrand auf Glyceria
Ustilago longissima (Schlechtendal) Meyen

U. longissima kommt in unseren Breiten auf Glyceria maxima vor.

Befall

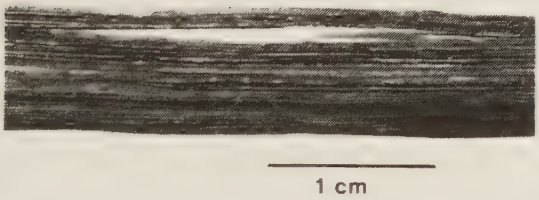


Abb. 33: Befallsbild von U. longissima auf Glyceria maxima

Die Sporenlager von U. longissima werden im Blattparenchym entlang der Leitbündel streifenförmig ausgebildet. Wenn sie im reifen Zustand aufbrechen, wird das hell- bis mittelbraune Sporenpulver sichtbar (Abb. 33).

Sporen (LM)

Im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) sind die Sporen hellbraun durchscheinend, rund bis oval und die Oberfläche ist warzig. Der Durchmesser beträgt 4-5 µm.

Keimung (LM)

Die Keimung erfolgt bei Zimmertemperatur entweder mit einem kurzen Promyzel, von dem in großer Zahl lange, schlanke Sporidien abgeschnürt werden (T18: 2, 8, Pfeile), die nach kur-

zer Zeit eine große Fläche überdecken, oder mit einem zwei- bis dreizelligen Promyzel, das sich sehr bald von der Spore löst (T18: 7, 9). Von diesem Promyzel können seitlich und endständig Sporidien abgeschnürt werden (T18: 7).

Giemsa - Färbung

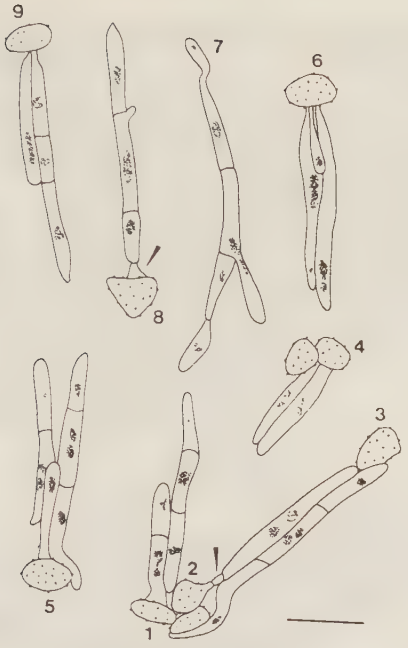
Giemsagefärbte Präparate von U. longissima enthalten gegenüber den nichtgefärbten Präparaten mehr Information nicht nur in Bezug auf die Anzahl und Verteilung der Kerne, sondern es werden auch die sonst nur schwer erkennbaren, äußerst zarten Septen sichtbar. Tafel 18 und Abb. 34 zeigen, daß die einzelnen Promyzelzellen entweder nur einen Kern enthalten (T18: 4, 7-9), abwechselnd einen oder zwei (T18: 1-3, 5, 6), manchmal scheinen es auch drei zu sein (Abb. 34: Pfeile).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Sporenwand von U. longissima ist aus drei Schichten aufgebaut. Dem Plasmalemma (P) folgt eine äußerst dünne, dunkle Schicht W1, die in eine graue, leicht lamelläre Schicht W2 übergeht. Den Abschluß bildet W3, eine elektronenundurchlässige Schicht, die die fast zylinderförmigen, oben leicht abgerundeten Warzen ausbildet (Abb. 35a, c).

Im Cytoplasma der recht kleinen Sporen befindet sich ein großer Kern (N) mit einer deutlich erkennbaren Doppelmembran (Abb. 35a) und unterschiedlich gefärbten Chromatinbereichen. Der Kern wird umgeben von mehr oder weniger rundlichen Mitochondrien (M) und Lipidtropfen (L) (Abb. 35a).

Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme zeigt die regelmäßige Verteilung der rundlichen Warzen über die gesamte Oberfläche der durch Trocknung eingedellten Sporen (Abb. 35b).



Tafel 18: Gekeimte Brandsporen von U. longissima nach Giemsa-Färbung

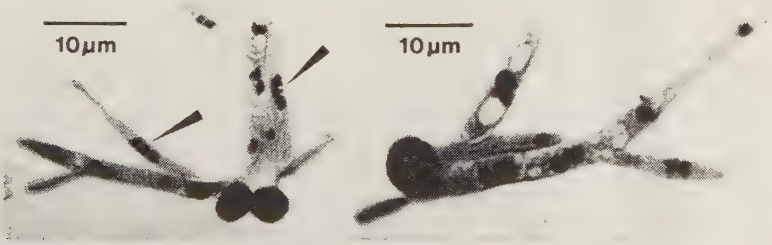


Abb. 34: Gekeimte Brandsporen von U. longissima nach Giemsa-Färbung (Fotographie, LM, Ölimmersion)

Abb. 35: U. longissima auf Glyceria maxima

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
   Wandschichten W1-W3
   Plasmalemma p
   Kern N
   Mitochondrien M
   Lipidtropfen L

b) Sporen (REM)

c) Sporenwand

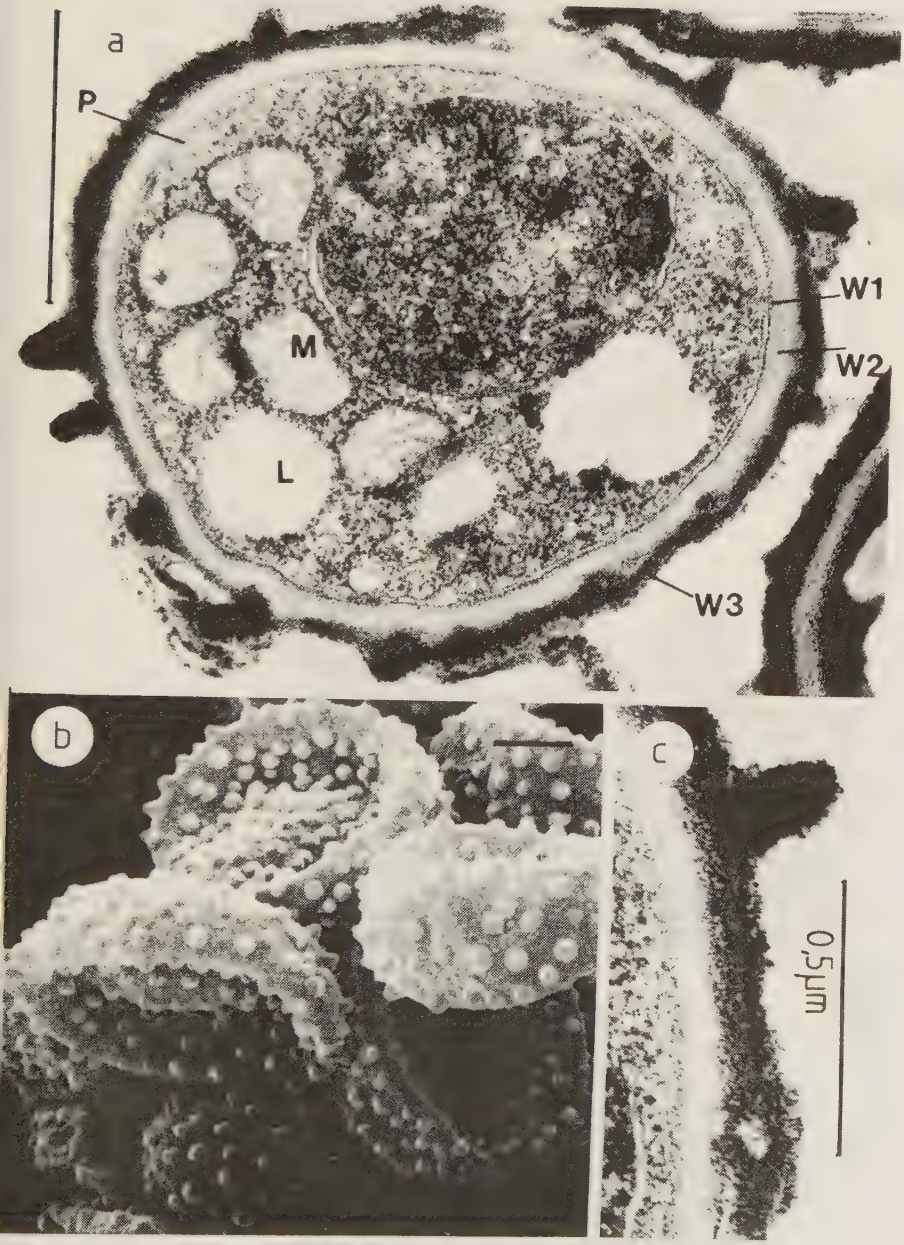
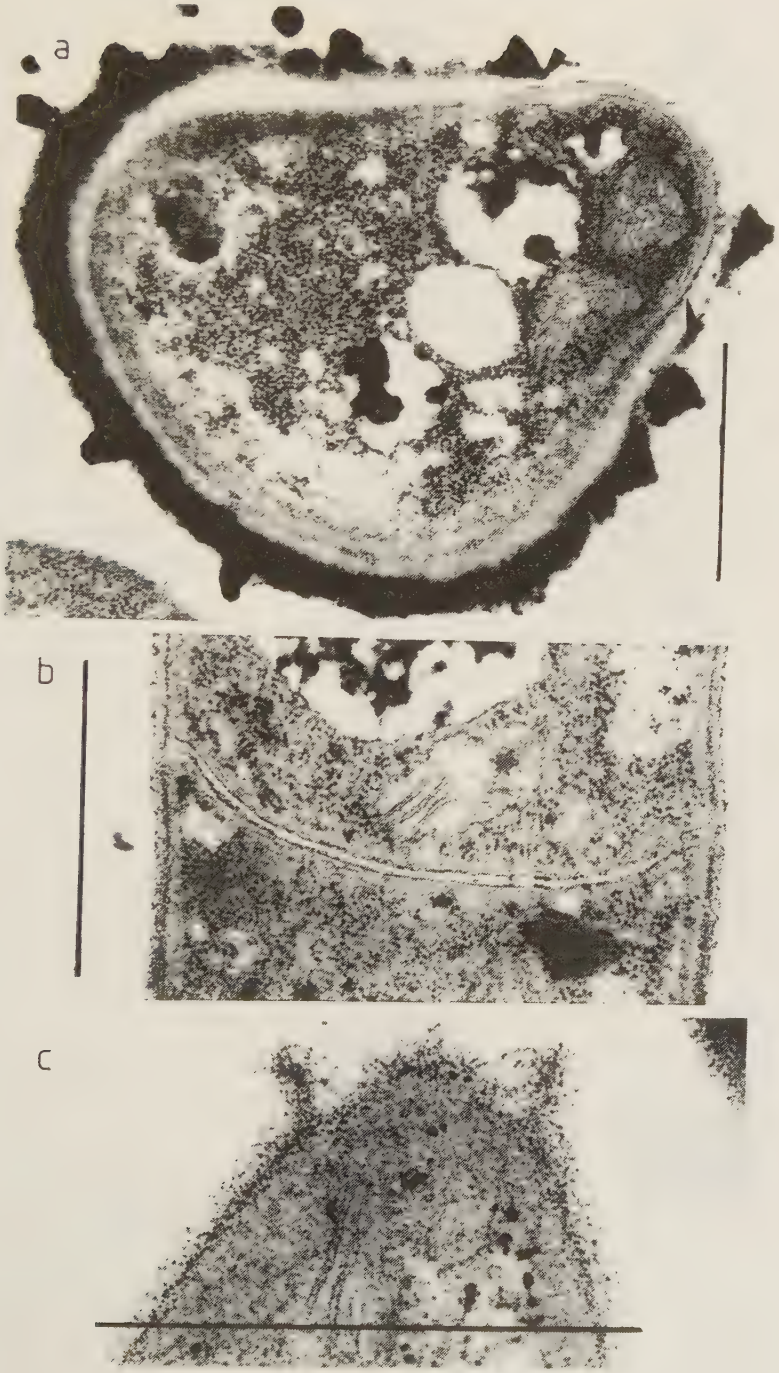

a
P
M
L
W1
W2
W3
b
c
0,5µm

Abb. 36: U. longissima auf Glyceria maxima
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) beginnende Sporenkeimung

b) Septum

c) Sporidiensprossung


a
b
c

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Bei der Keimung werden die beiden äußeren Wandschichten W2 und W3 vom Promyzel durchbrochen. Durch Auflagerung von neuem Wandmaterial erhält die Promyzelwand ihre endgültige Dicke (Abb. 36a: Pfeile). In Ultradünnschnitten von Keimungspräparaten findet man von der Spore losgelöste Promyzelabschnitte mit mehreren Kernen (N) (Abb. 37a). Septen sind nicht vorhanden oder noch nicht ausgebildet. Andere Promyzelien sind durch zwei zartwandige Septen in drei Zellen geteilt (Abb. 37b). Die mittlere Zelle enthält zwei Kerne. Die Septen entstehen durch Invagination der innersten Zellwandschichten und sind äußerst dünnwandig (Abb. 36b). Poren wurden keine gefunden. Die Abschnürung der Sporidien ist mit dem Aufreißen der äußeren Zellwandschichten verbunden und entspricht somit dem Basidiomycetentyp der Hefesprossung (Abb. 36c).

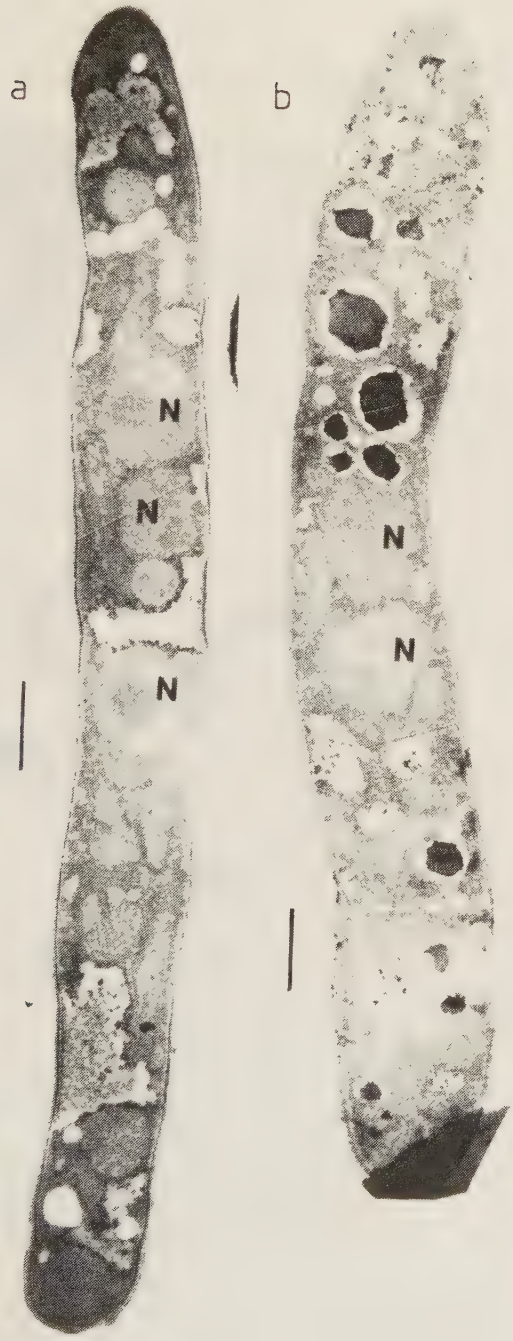


Abb. 37:

U. longissima auf
Glyceria maxima

Ultrastruktur der
Sporenkeimung

Promyzelien

a) ohne Septen
mit drei Kernen (N)

b) mit zwei Septen
mittlere Zelle mit
zwei Kernen (N)

3.4. Brandpilze auf Polygonaceae

3.4.1. Sphacelotheca hydropoperis (Schumacher) De Bary

Es lag eine Aufsammlung auf Polygonum persicaria L. aus Madeira und eine Aufsammlung auf Polygonum mite Schrank aus der Steiermark vor. Die Ergebnisse über die Untersuchungen beider Aufsammlungen werden getrennt dargestellt.

a) der Brandpilz auf Polygonum persicaria

Befall

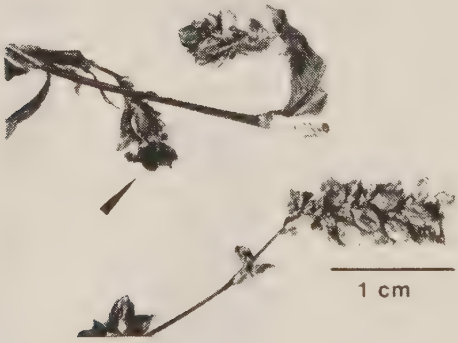
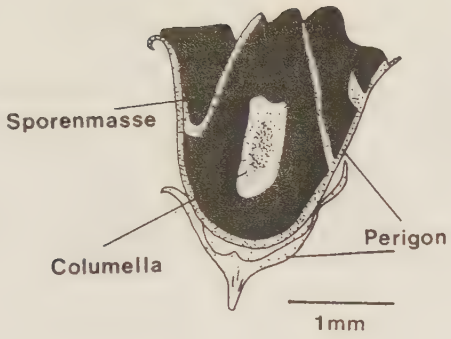


Abb. 38a: Befallsbild von Sphacelotheca hydropiperis auf Polygonum persicaria (befallene Blüte durch Pfeil gekennzeichnet)



b) Längsschnitt durch eine befallene Blüte

Die Sporenmassen werden in den Blüten gebildet. Nicht jede Blüte des walzenförmigen Blütenköpfchens muß befallen sein. Bei Sporenreife bricht die Blüte auf, die äußeren Hüllblätter werden zurückgeschlagen und zentral bleibt die stark verklebte Sporenmasse zusammen mit den inneren Hüllblättern aufrecht stehen. Fertigt man von der nur wenige Millimeter großen Blüte einen Längsschnitt an, so erkennt man einen zentralen hellen Bereich, der sich von den umgebenden, alle Blütenteile auskleidenden dunkelbraunen Sporenmassen abhebt (Abb. 38b). Bei genauerer Betrachtung erweist sich dieser Bereich in der Mitte als hohl, umgeben von farblosen, unreifen Sporen gleichenden, runden Zellen pilzlicher Herkunft. DE BARY (1884) beschreibt diesen Bereich als Columella.

Sporen (LM)

Einzelne Sporen sind im LM bei Ölimmersion (2000-fache Vergrößerung) hellbraun. Die Oberfläche ist von einem feinen Netz überzogen. Die Sporen sind mehr oder weniger rund und haben einen Durchmesser von 12-15 µm. Charakteristisch sind die knopfförmigen Sporenanhängsel, die sich an zwei gegenüberliegenden Polen der Spore befinden und im LM als dunkle Punkte erscheinen.

Keimung (LM)

Die Keimung erfolgt bei Zimmertemperatur in der Regel mit einem vierzelligen Promyzel (T19: 1-3, 5-7), das seitlich und endständig Sporidien abschnürt. Die Sporidien sind in der Lage, noch am Promyzel hängend hefeartig weiterzusprossen, so daß manchmal ganze Zellketten am Promyzel hängen (T19: 2, 3, Pfeile). Andererseits können an einer Sprossungsstelle in unmittelbarer Nähe eines Septums zwei Sporidien gleichzeitig abgeschnürt werden (T19: 7). Die Sporidien kopulieren sehr rasch mit kompatiblen Partnern (T19: 2, 3, 4, durchbrochene Pfeile), manchmal ist ein Kopulationspartner noch mit dem Promyzel über eine Zellkette verbunden (T19: 3). Bei den Septen fällt die breite Mittellamelle auf, was den Eindruck einer Doppelstruktur hervorruft.

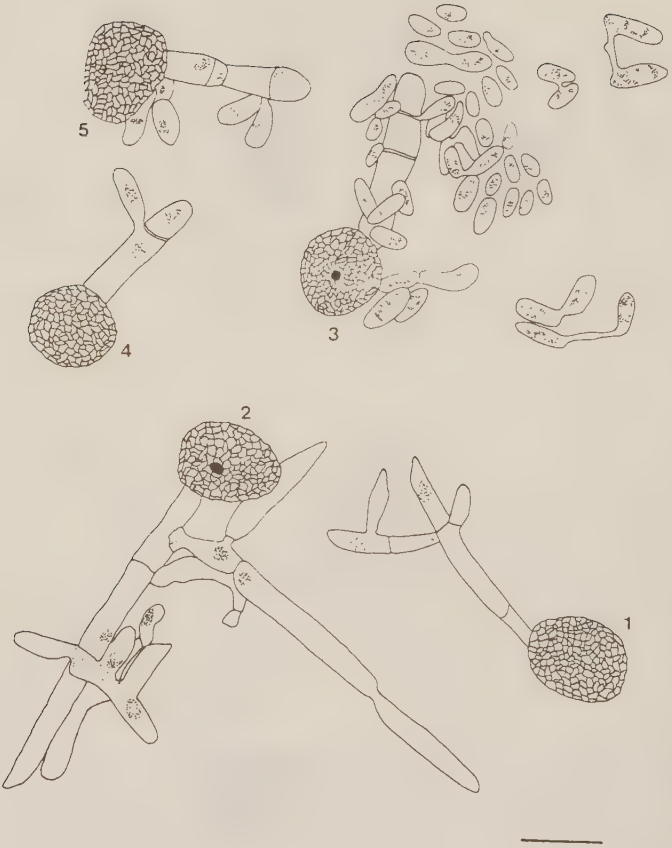
Giemsa - Färbung

Die Giemsa-Färbung gekeimter Präparate zeigt, daß die Promyzelzellen und Sporidien einkernig sind (T20). Kernwanderungen in Kopulationsstadien konnten keine beobachtet werden. Zum Teil treten statt Sporidiensprossungen hyphenförmige Auswüchse auf (T20: 2), die wiederum Sporidien abschnüren können und sich septieren (T20: 1).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Wand der reifen Spore setzt sich aus zwei deutlich abgrenzbaren Schichten zusammen (Abb. 39a, 41a). Auf das Plasmalemma (P) folgt eine breite, homogen graue Schicht, die in ihrem unteren Drittel etwas dunkler sein kann (Abb. 39a, Pfeil). Die ornamentbildende Schicht ist elektronenundurchlässig und sehr schmal. Als äußerste Begrenzung ist manchmal ein hauchdünnes Häutchen zu erkennen (Abb. 39a, 41a). Es handelt sich hier um eine äußerst zartwandige Hülle, die die Sporen bis zu ihrer endgültigen Reife umgibt und dann erst abfällt. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen (Abb. 39b, 40) zeigen das im Lichtmikroskop bereits erkennbare Netz, das die Sporen überzieht. An jeder Spore ist das

Tafel 19: Gekeimte Brandsporen von Sphacelotheca hydropiperis auf Objektträgerplatten



Tafel 20: Gekeimte Brandsporen von Sphacelotheca hydropiperis nach Giemsa-Färbung

knopfartige Anhängsel erkennbar, ein Überrest der Sporenentstehung. Die kettenförmig aneinanderhängenden jungen Sporen brechen auseinander und die umhüllende, ornamentbildende Schicht wird zwischen zwei Sporen zusammengezogen. An der Bruchstelle bleibt an jeder Spore ein Anhängsel übrig (Abb. 40). Das Cytoplasma der reifen Spore ist zum größten Teil mit Lipidtropfen (L) erfüllt; nur wenige kleine Mitochondrien (M) sind am Rand erkennbar (Abb. 39a).

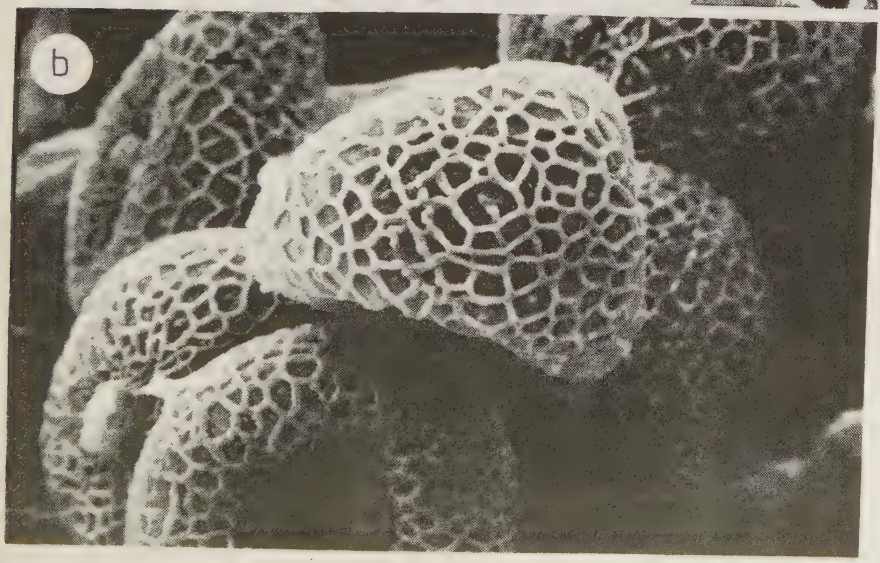
Abb. 39: Sphacelotheca hydropiperis auf P. persicaria

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

Plasmalemma P
Lipidtropfen L
Mitochondrien M

b) Sporen (REM)

a
M
P
L


b

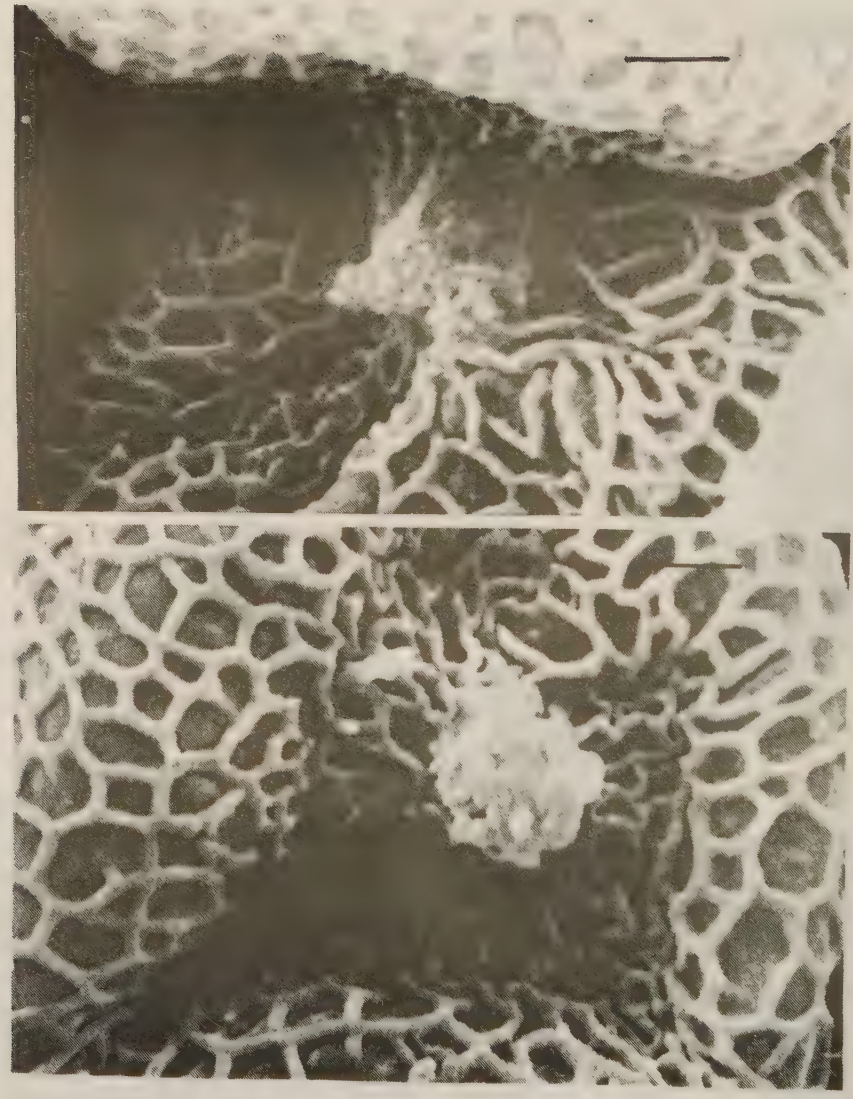


Abb. 40: Sphacelotheca hydropiperis auf P. persicaria
Sporenentstehung (REM)

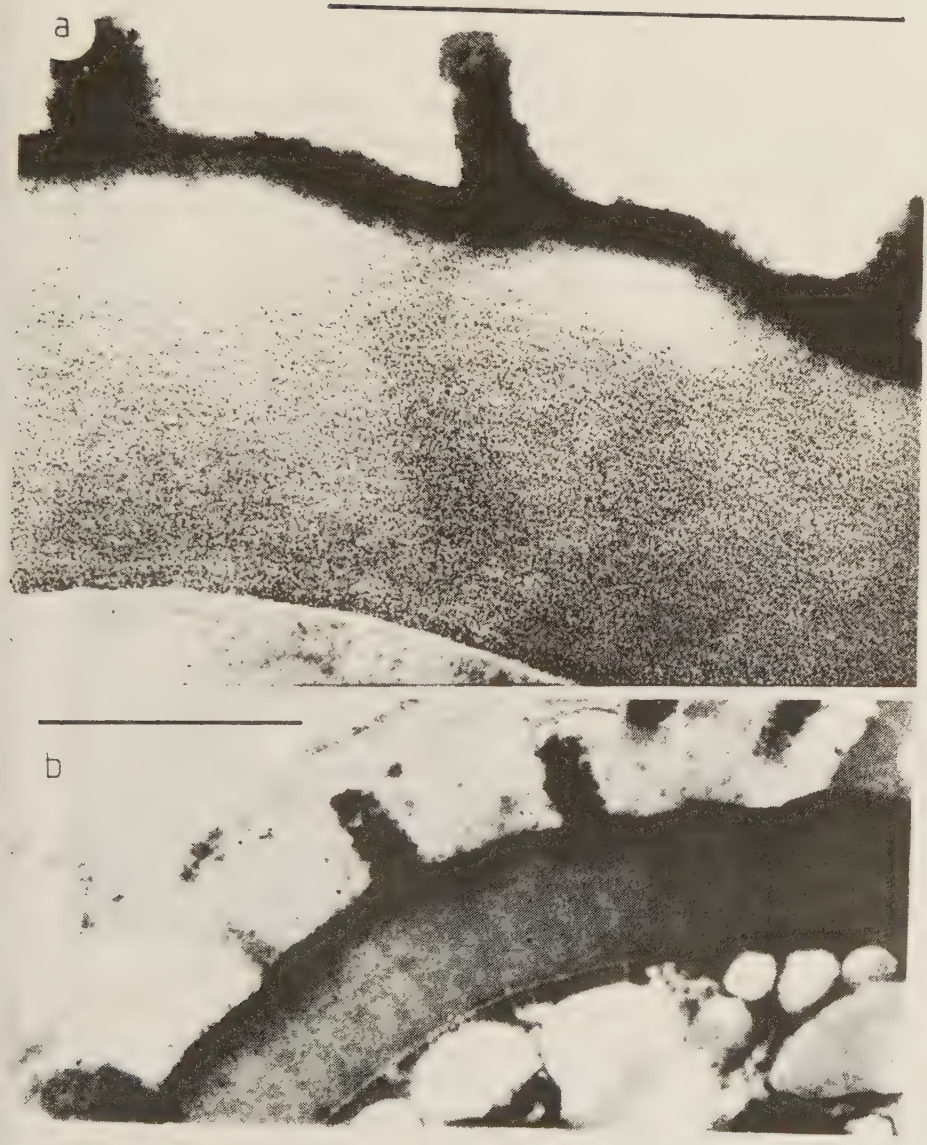


Abb. 41: Sphacelotheca hydropiperis
Sporenwand (TEM)

a) auf P. persicaria

b) auf P. mite

b) der Brand auf Polygonum mite

Befall

Abb. 42: Befallsbild von Sphacelotheca hydropiperis auf P. mite

Das Befallsbild ist im großen und ganzen mit dem auf Polygonum persicaria beschriebenen vergleichbar. Häufig war im Blütenlängsschnitt basal ein heller, mit unreifen Sporen erfüllter Bereich deutlich zu unterscheiden. An der befallenen Pflanze war jede Blüte infiziert (Abb. 42).

Sporen (LM)

Die Sporen sind im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) rund und kupferfarben. Charakteristisch ist das knopfförmige Anhängsel an zwei gegenüberliegenden Polen der Spore. Die Oberfläche ist mit z.T. ineinanderlaufenden Warzen besetzt. Der Sporendurchmesser beträgt 10-11 µm.

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Das Material, das zur Verfügung stand, war schon soweit getrocknet, daß sämtliche Keimungsversuche erfolglos blieben.

Das für das TEM fixierte Material ließ sich ebenfalls schlecht präparieren und lieferte wenig brauchbare Ergebnisse. Der Aufbau der Sporenwand läßt sich mit dem für P. persicaria beschriebenen vergleichen. Auch hier liegt eine Zweischichtung vor (Abb. 41b). Im Unterschied zur Aufsammlung auf P. persicaria besitzt die Sporenoberfläche ineinanderlaufende Warzen (Abb. 43).

Abb. 43: Sphacelotheca hydropiperis auf P. mite Sporen (REM)

3.4.2. Ustilago reticulata Liro

Es lag eine Aufsammlung auf P. lapathifolium aus Canada vor.

Befall

Abb. 44: Befallsbild von U. reticulata auf P. lapathifolium

U. reticulata zerstört die gesamten Blüten von P. lapathifolium, so daß die äußeren Blütenhüllblätter nur noch die braune, pulvrige Sporenmasse zusammenhalten (Abb. 44).

Sporen (LM)

Die runden Sporen sind im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) hellbraun. Die Maschen der netzförmigen Oberfläche sind mehr als 2 µm weit. Der Sporendurchmesser beträgt zwischen 10 und 12 µm.

Keimung (LM)

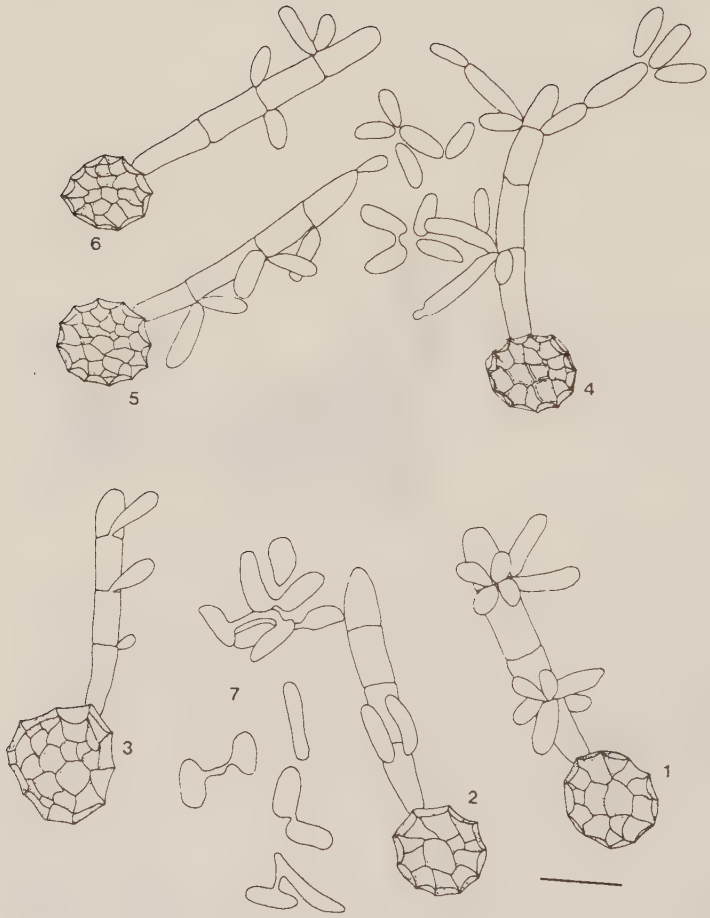
Das Material, das mir zur Verfügung stand, war schon stark getrocknet. Keimungsversuche, die bei Zimmertemperatur durchgeführt wurden, blieben erfolglos. Erst bei einem Licht-Dunkel-Wechsel von 9^{00}Uhr und 16^{00}Uhr und einer Temperatur von 16^{0}C (6 - 18^{00}Uhr) und 10^{0}C (18 - 6^{00}Uhr) keimte ein Teil der ausgesäten Sporen nach fünf Tagen (T21). Die Promyzelien sind vierzellig und schnüren seitlich und endständig reichlich Sporidien ab. An einer Sprossungsstelle können mehrere Sporidien gleichzeitig entstehen, so daß richtige Sporidienkränze zu finden sind (T21: 1, 5). Andererseits sind die Sporidien in der Lage, noch am Promyzel haftend, hefeartig weiterzusprossen (T21: 4). In einem frischen Keimungspräparat sind sofort zahlreiche Kopulationsstadien zu sehen (T21: 7), die, über längere Zeit beobachtet, sich nicht verändern. Ebensowenig sprossen die nicht kopulierten Sporidien weiter. Versuche, Kulturen von U. reticulata zu erhalten, blieben erfolglos.

Giemsa - Färbung

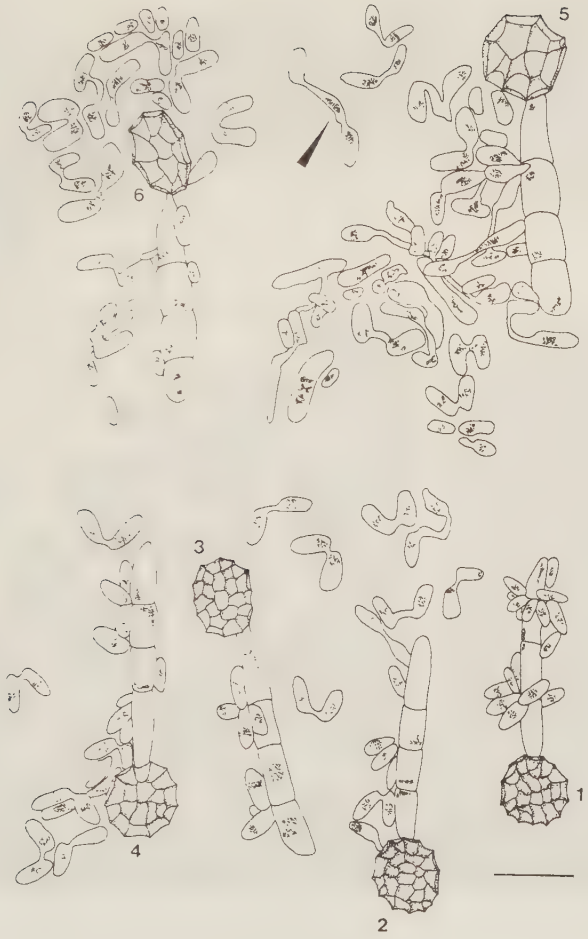
Das Keimungsbild giemsagefärbter Präparate entspricht weitgehend dem oben beschriebenen für U. reticulata (T22). In jeder Promyzelzelle ist ein winziger Kern erkennbar, die Sporidien sind alle einkernig. Auffallend ist hier die große Zahl von Kopulationsstadien, in ganz wenigen Fällen sind Kernwanderungen erkennbar (T22: 5, Pfeil).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Das Sporenmaterial war schon so stark getrocknet, daß eine optimale Fixierung und Präparation für das TEM nicht mehr möglich war. So waren alle Ultradünnschnitte reifer Sporenpräparate innen hohl bzw. schlecht fixiert. Nur die Sporenwand selbst war gut erhalten (Abb. 45 a,c). Sie setzt sich aus drei verschiedenen Schichten zusammen. Dem Plasmalemma (P) folgt eine breite, homogen gestaltete, graue Schicht (W1), gefolgt von einer schmalen, helleren Schicht (W2). Die Netzsleisten



Tafel 21: Gekeimte Brandsporen von U. reticulata auf Objektträgerplatten



Tafel 22: Gekeimte Brandsporen von U. reticulata nach Giemsa-Färbung

und die Warzen innerhalb der Netzleisten werden von einer dritten deutlich abgrenzbaren Schicht (W3) gebildet. Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme (Abb. 45 b) gibt einen Überblick über die Größe der Netzleisten, sowie die im Ultradünnschnitt (Abb. 45 a,c) im Querschnitt dargestellten Warzen zwischen den Netzleisten.

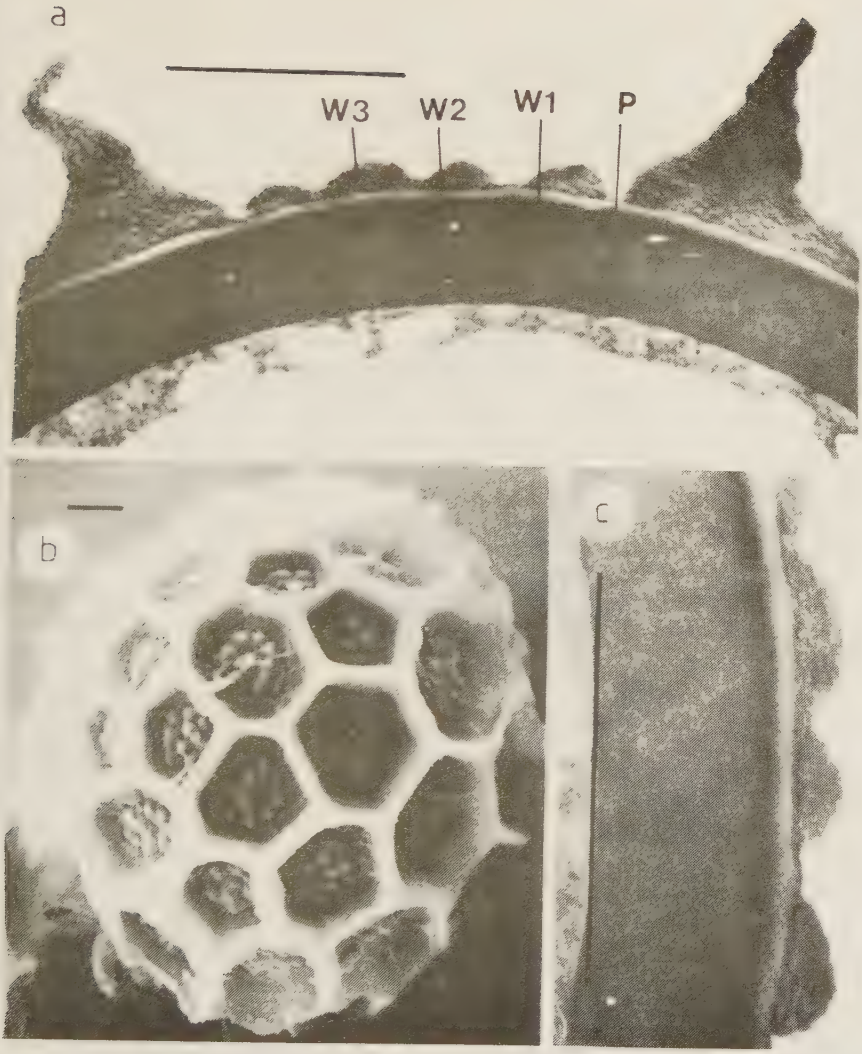


Abb. 45 U. reticulata auf P. lapathifolium

a,c) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore
Sporenwand
b) Spore (REM)

3.4.3. Ustilago bistortarum (DC) Körnicke

U. bistortarum kommt alljährlich im Frühjahr in der Nähe von Tübingen auf den Primärblättern von P. bistorta vor.

Befall

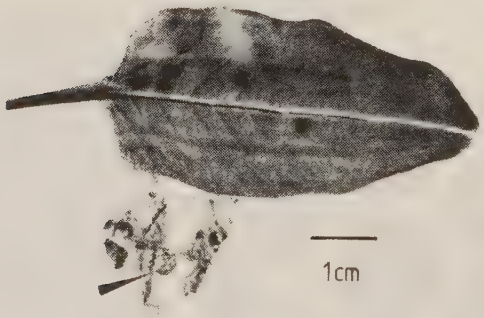


Abb. 46: Befallsbild von U. bistortarum auf P. bistorta
Sori auf den Primärblättern
Pfeil: aufbrechender Sorus auf älterem Blattstück

Die Sori erscheinen zunächst als kleine rote Punkte auf den Blättern. Allmählich nehmen sie an Größe zu, werden braun und um das Lager herum bildet sich ein gelber Rand. Bei der Sporenreife brechen die Sori, die bislang noch von der Blattepidermis bedeckt waren, auf, und geben die dunkelbraune Sporenmasse frei (Abb. 46). Fertigt man einen Querschnitt durch ein junges Sporenlager an, so ist die pustelförmige Anschwellung vollkommen mit Sporen unterschiedlicher Reife angefüllt. In der Mitte befindet sich

ein Kern mit älteren, bräunlich gefärbten Sporen, umgeben von helleren, noch ungefärbten jungen Sporen.

Sporen (LM)

Die Sporen sind im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) hellbraun. Die Oberfläche ist dicht mit Warzen besetzt. Der Durchmesser beträgt zwischen 12 und 14 µm.

Keimung (LM)

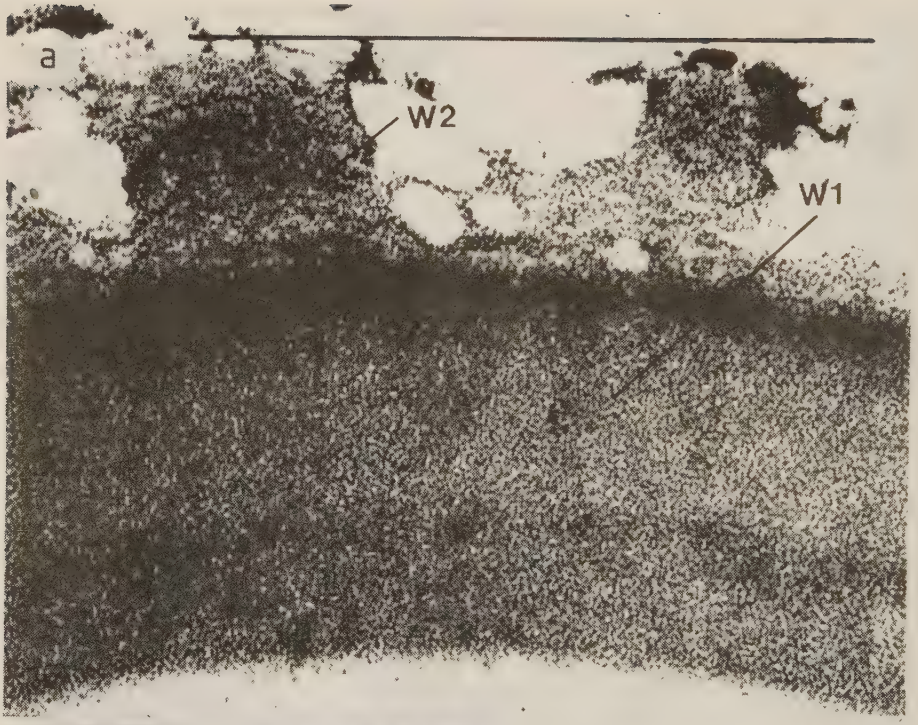
Bei Zimmertemperatur gelang es nicht, die Sporen von U. bistortarum zum Keimen zu bringen. Auch die Verwendung verschiedener Medien und verschiedener Temperaturbereiche brachte keine positiven Ergebnisse. Ebensowenig keimten Sporen, die längere Zeit eingefroren waren. Befallene Pflanzen wurden ausgegraben und in Töpfen weiterkultiviert, um reife Entwicklungsstadien des Parasiten auf bereits abgestorbenen Primärblättern zu erhalten. Diese sind in der Natur bei fortgeschrittener Vegetationsperiode nur schwer aufzufinden. Keimungsversuche mit solchen Sporen blieben, selbst nach Kälteschockbehandlung der Sporen, ebenfalls ohne Erfolg.

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Um Sporen für das TEM zu präparieren, wurden die befallenen Blattpusteln in Stücke geschnitten und fixiert. Damit konnten auch Erkenntnisse über die Sporenbildung gewonnen werden. Die sporenbildenden Hyphen verlaufen interzellulär (Abb. 47a). Junge Sporen sind noch zweikernig (Abb. 47b). Die Wände reifer Sporen waren für die verwendeten Fixierungsmittel schwer durchgängig, so daß der Zellinhalt nicht dargestellt werden konnte. Die reife Sporenwand besteht aus einer breiten, homogenen, grauen Schicht (W1), die an ihrem äußeren Rand eine dunklere Zone aufweist. Daran schließt sich die ornamentbildende Schicht (W2) an (Abb. 48a). Das

rasterelektronenmikroskopische Bild zeigt die Form und Verteilung der Warzen auf der Sporenoberfläche. Die Warzen stehen häufig durch kleine Stege miteinander in Verbindung (Abb. 48b).

Abb. 47: U. bistortarum auf P. bistorta
Sporenentwicklung (TEM)
a) interzellulär verlaufende dikaryotische Sporenanlagen
Kern N
b) junge Spore



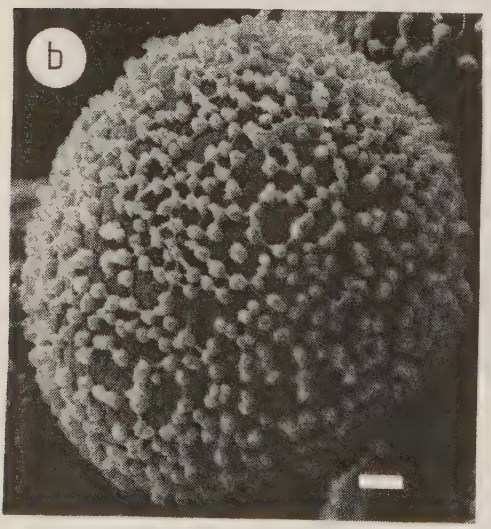


Abb. 48:

U. bistortarum auf P. bistorta
a) Sporenwand
Wandschichten W1, W2
b) Spore (REM)

3.4.4. Ustilago inflorescentiae (Trel.) Maire

Es lag eine Aufsammlung aus den Alpen und eine aus Grönland vor. Die Wirtspflanze war in beiden Fällen P. viviparum. Die beiden Aufsammlungen werden getrennt beschrieben.

a) U. inflorescentiae aus den Alpen (AS 35)

Befall

Abb. 49: Befallsbild von U. inflorescentiae auf P. viviparum (AS 35)

U. inflorescentiae tritt in den Brutknospen von P. viviparum auf. Im Gegensatz zu gesunden Brutknospen, die rötlich sind, fallen die kranken durch ihre dunkelbraune Farbe auf, bedingt durch das zur Reifezeit der Sporen hervoquellende dunkle Sporenpulver. Im Querschnitt einer befallenen Brutknospe erkennt man, daß der Achsenkörper vollständig durch die Sporenmasse ersetzt ist. Die Spitze der Brutknospen bleibt intakt, die Sporen werden über eine Bruchstelle in äquatorialer Ebene unter klappenförmiger Öffnung verstreut (Abb. 49).

Sporen (LM)

Die Sporen sind im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) rund, hellbraun und mit dichtstehenden Warzen besetzt. Der Durchmesser beträgt 11-14 µm.

Keimung (LM)

Die Keimung erfolgt auf MYP-Agar bei Zimmertemperatur mit einem vierzelligen Promyzel, das seitlich und endständig große Sporidien abschnürt (T23: 1 - 3, 5). Zum Teil brechen die Promyzelzellen so auseinander, daß man sie von einer Sporidie nicht unterscheiden kann (T23: 4, 6). Auffallend ist der Zellinhalt, der auf eine große Anzahl von Lipidtropfen schließen läßt.

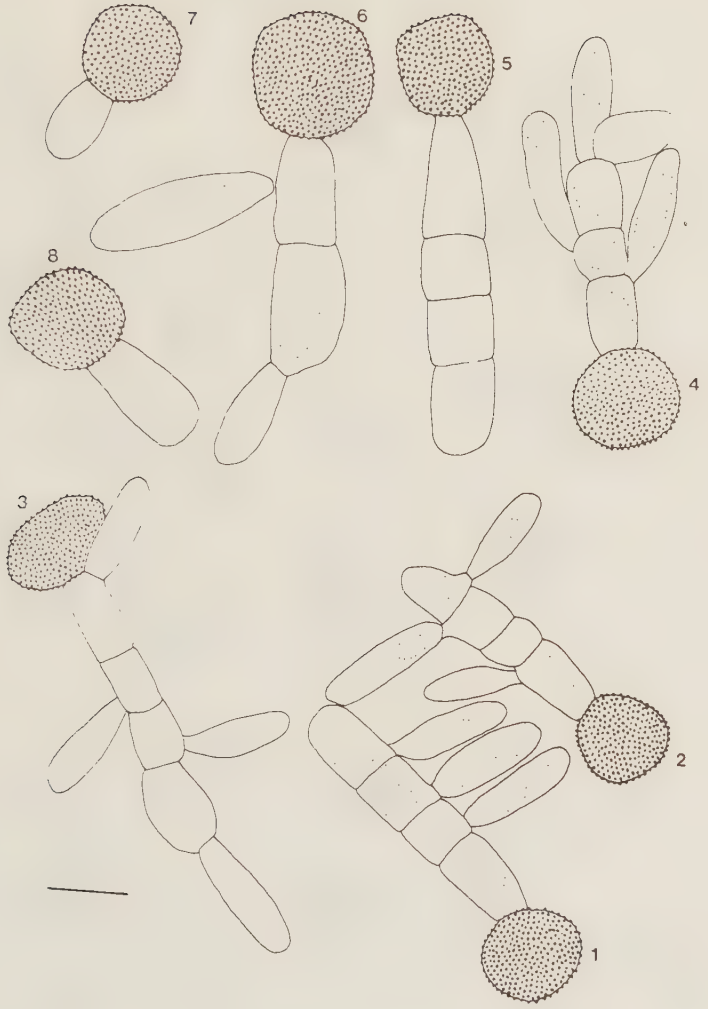
Gekeimte Brandsporen auf Objektträgerplatten zeigen konstant ein vierzelliges Promyzel mit kleineren, seitlich und endständig abgeschnürten Sporidien (T24).

Giemsa - Färbung

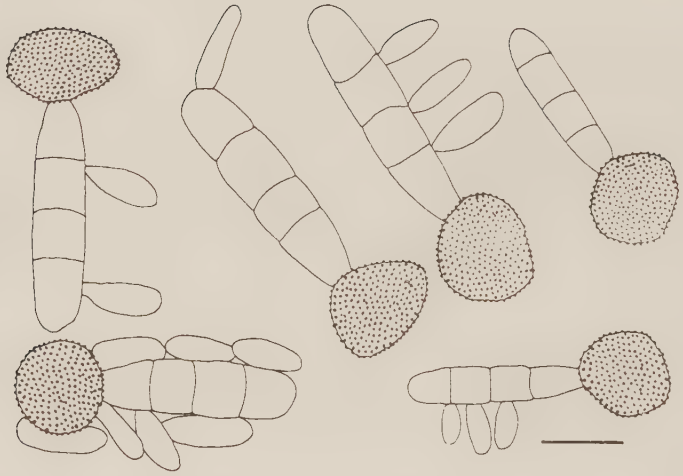
Das Keimungsbild entspricht dem oben beschriebenen (T25). Zusätzlich können Erkenntnisse über den Ablauf der Kernteilung gewonnen werden. Bei der beginnenden Keimung wandert ein Kern in das sich bildende Promyzel (T25: 11). Dort teilt sich der Kern, so daß zwei Kerne vorliegen (T25: 6, 9). Nach einer erneuten Teilung jedes Kerns und nach dem Einziehen von Septen, liegt ein vierzelliges Promyzel vor, von dem jede Zelle dann einen Kern enthält(T25: 1-5, 7, 8, 10, 12, 13). Bei der Sporidiensprossung teilt sich der Kern des Promyzels und ein Tochterkern wandert in die Sporidie (T25: 10).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

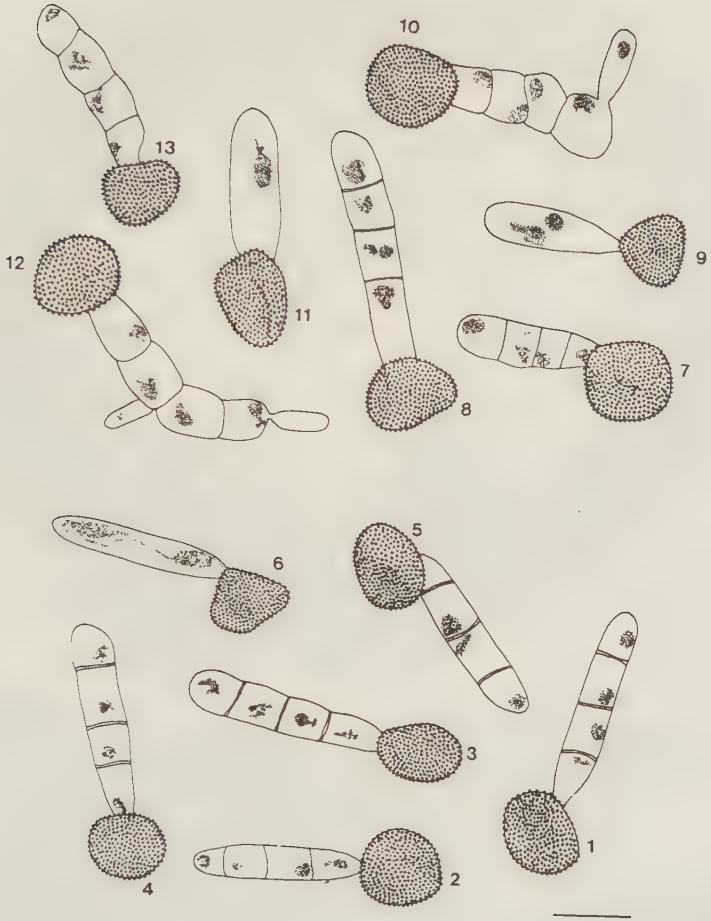
Sporen, die aus dem Brutknospenbereich direkt präpariert wurden, zeigen in der Dicke ihrer Sporenwände Unterschiede zu ungekeimten Sporen, die mit Hilfe der Flacheinbettungsmethode präpariert wurden. Reife Sporen aus der Brutknospe



Tafel 23: Gekeimte Brandsporen von U. inflorescentiae auf MYP-Agar (AS 35)



Tafel 24: Gekeimte Brandsporen von U. inflorescentiae (AS 35) auf Objektträgerplatten



Tafel 25: Gekeimte Brandsporen von U. inflorescentiae nach Giemsa-Färbung (AS 35)

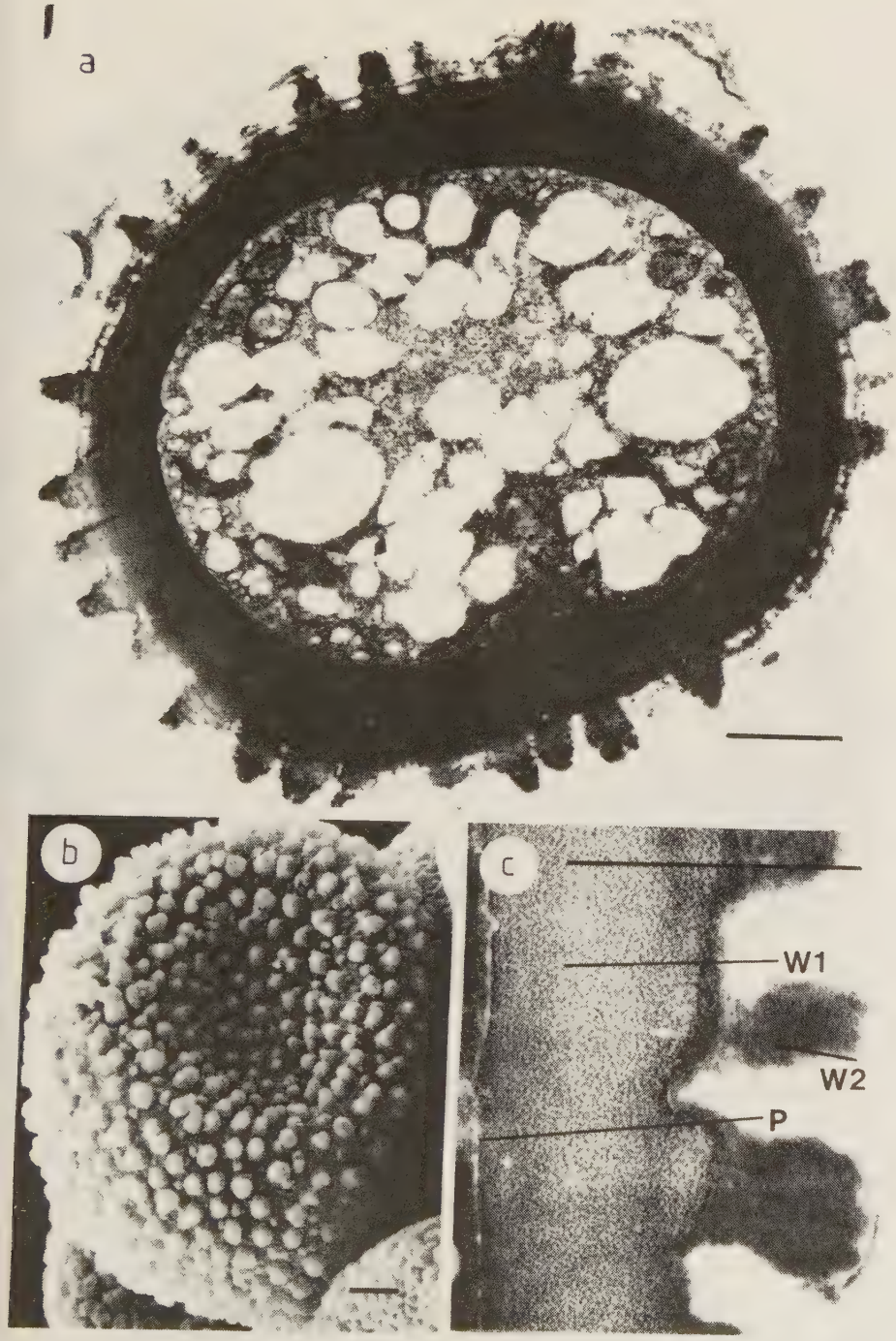
Abb. 50: U. inflorescentiae auf P. viviparum (AS 35)

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

b) Spore (REM)

c) Sporenwand

Wandschichten W1, W2
Plasmalemma P


a
b
c
W1
W2
P

sind in Abb. 50a dargestellt. Die Oberfläche ist dicht mit Warzen besetzt. Zwischen den einzelnen Warzen lassen sich noch kleinere erkennen (Abb. 50b). Der Aufbau der Sporenwand wird aus den Abbildungen 50c und 51a ersichtlich. Auf das Plasmalemma folgt eine breite, graue Schicht (W1), der sich die warzenbildende, dunklere Zone (W2) anschließt. Die Dicke dieser Schichten ist bei Sporen, die unmittelbar vor der Keimung stehen, erheblich geringer als bei reifen Sporen aus der Brutknospe. Das der Sporenwand zugrundeliegende Bauprinzip ist jedoch gleich. Das Cytoplasma der Sporen ist in beiden Fällen mit Lipidtropfen angefüllt (Abb. 50a, 51b), wobei kurz vor der Keimung deren Anzahl erheblich zunimmt (Abb. 51b), was auch für das Volumen der Sporen zutrifft.

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Die Keimung beginnt mit dem Aufreißen der äußeren Sporenwandschichten und dem Auswachsen des Promyzels durch diese Öffnungsstelle (Abb. 52a). Das Cytoplasma der Spore vakuolisiert dabei sofort (Abb. 52). In einem medianen Schnitt durch ein Promyzel (Abb. 52b) erkennt man deutlich die große Zahl Lipidtropfen (L) in jeder der vier Promyzelzellen, was zuweilen eine äußerst starke Verformung des Zellkerns mit sich bringt (Abb. 54b). Die Spore selbst ist durch zwei große Vakuolen (Va), die ebenfalls mit Lipidtropfen besetzt sind, erfüllt (Abb. 52b). Seitlich (Pfeile) ist die bei der Keimung aufgerissene Sporenwand sichtbar. In den Septen konnten keine Poren gefunden werden. Die Promyzelzellen kugeln sich im Laufe der Entwicklung ab und fallen schließlich auseinander (Abb. 52c). Die Sporidiensprossung entspricht auch hier dem Typ der Hefesprossung bei Basidiomyceten (Abb. 53). Dabei wird der Bereich des Septums zwischen zwei Promyzelzellen immer enger (Abb. 53a), bis schließlich die Promyzelzellen ganz auseinanderbrechen und jede Zelle selbstständig weitersprosst (Abb. 53c). Die Sporidien sind einkernig (Abb. 54a, Kern N, Nucleolus Nc).

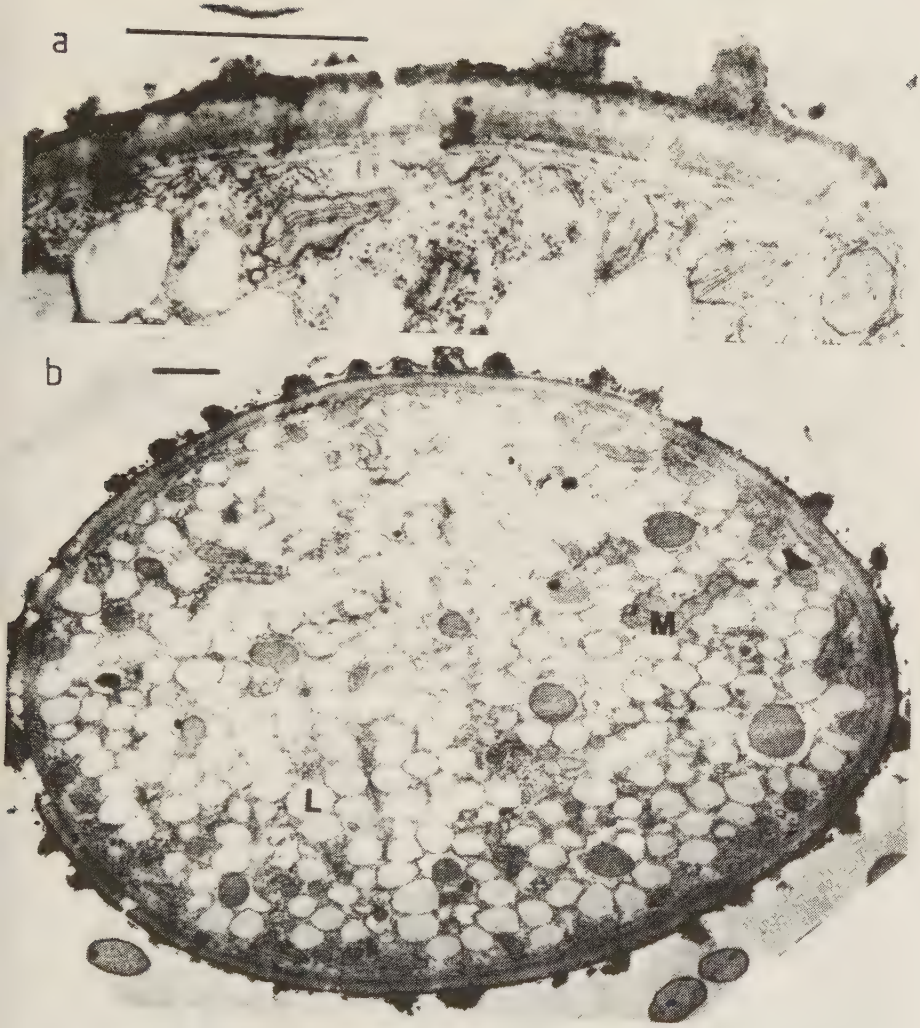


Abb. 51: U. inflorescentiae auf P. viviparum
Ultrastruktur der Sporenkeimung
Spore unmittelbar vor der Keimung

a) Sporenwand

b) Spore Lipidtropfen L, Mitochondrien M

Abb. 52: U. inflorescentiae auf P. viviparum (AS 35)
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) frühes Keimungsstadium

b) medianer Längsschnitt durch ein vierzelliges Promyzel

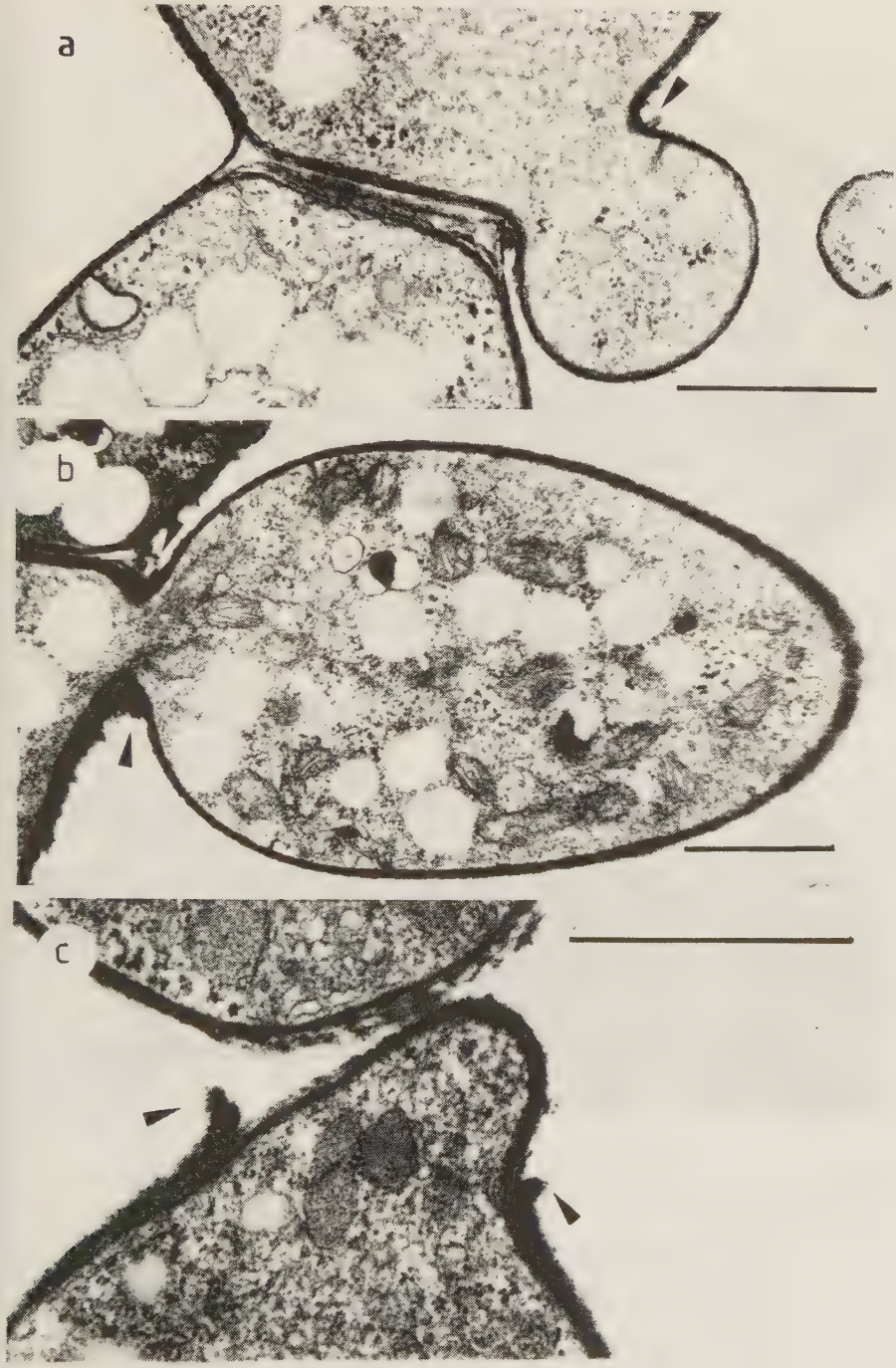
Vakuole Va
Lipidtropfen L
aufreißende Sporenwände durch Pfeile gekennzeichnet

c) Promyzel, das durch Abkugeln der einzelnen Zellen auseinanderfällt

(Meßstrich in Abb. a-c entspricht 10 µm.)

a
b
c
L
Va

Abb. 53: U. inflorescentiae auf P. viviparum (AS 35)
Ultrastruktur der Sporenkeimung
Stadien der Sporidiensprossung
Kragen durch Pfeile gekennzeichnet


a
b
c

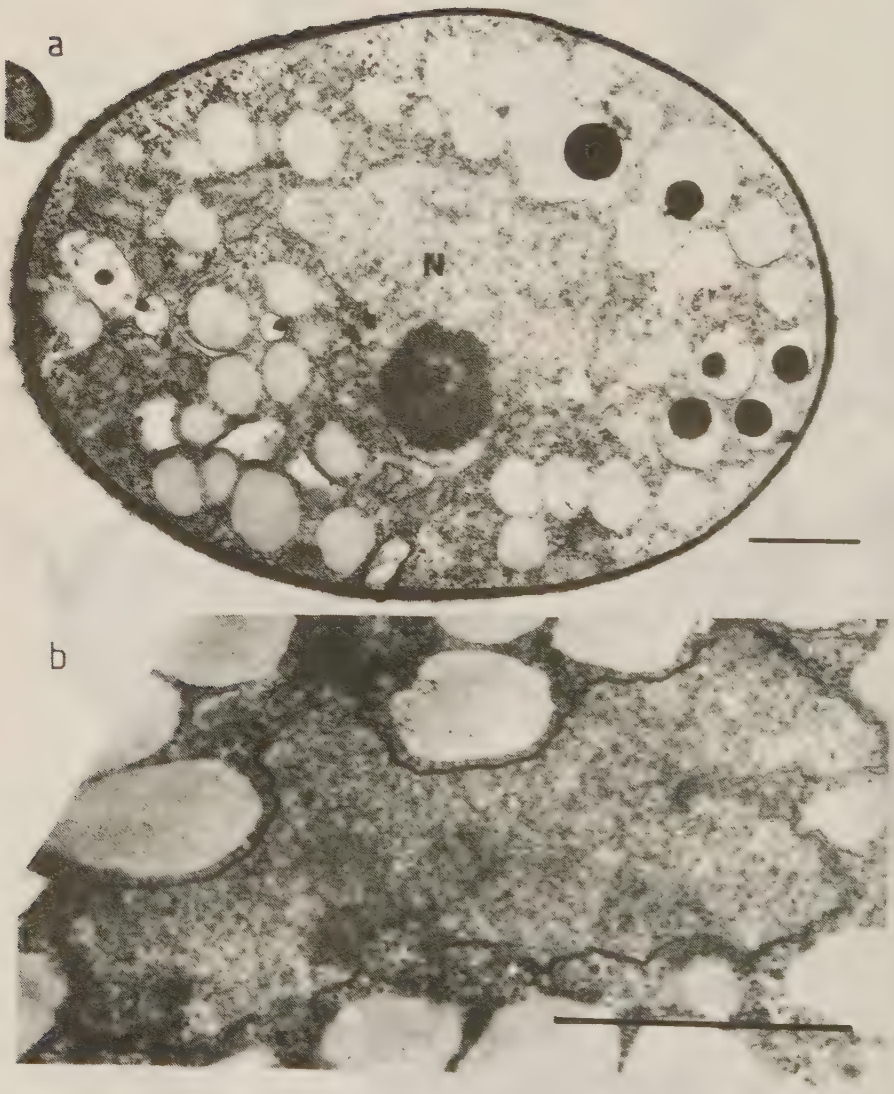


Abb. 54: U. inflorescentiae auf P. viviparum (AS 35)
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) Sporidie Kern N, Nucleolus Nc

b) stark verformter Zellkern im Promyzel

b) U. inflorescentiae aus Grönland (FO 32982d)

Befall

Das Befallsbild entspricht dem oben beschriebenen für die Aufsammlung aus den Alpen. Die Sporenfarbe hingegen ist schwarzviolett.

Sporen (LM)

Die Sporen sind im LM unter denselben Bedingungen hellbraun und mit dichtstehenden Warzen besetzt. Der Durchmesser beträgt nur 9-11 µm.

Keimung (LM)

Sämtliche Keimungsvesuche blieben ohne Erfolg, da das Material schon zu stark getrocknet war.

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Der Aufbau der Sporenwand entspricht dem von U. inflorescentiae aus den Alpen (Abb. 55b, e). Auch die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme läßt keine Unterschiede erkennen (Abb. 55a). Die Zweischichtung der Sporenwand wird besonders deutlich, wenn man verschiedene Stadien der Sporenwandentwicklung betrachtet (Abb. 55c-e). Der breiten, grauen Schicht folgt bei einer jungen Spore eine dünne, dunklere Zone (Abb. 55c), die im Laufe der weiteren Entwicklung kleine Höcker, die späteren Warzen, ausbildet (Abb. 55d), die dann bei reifen Sporen erheblich an Größe zunehmen (Abb. 55e).

Abb. 55: U. inflorescentiae auf P. viviparum (FO 32982d)

a) Spore (REM)

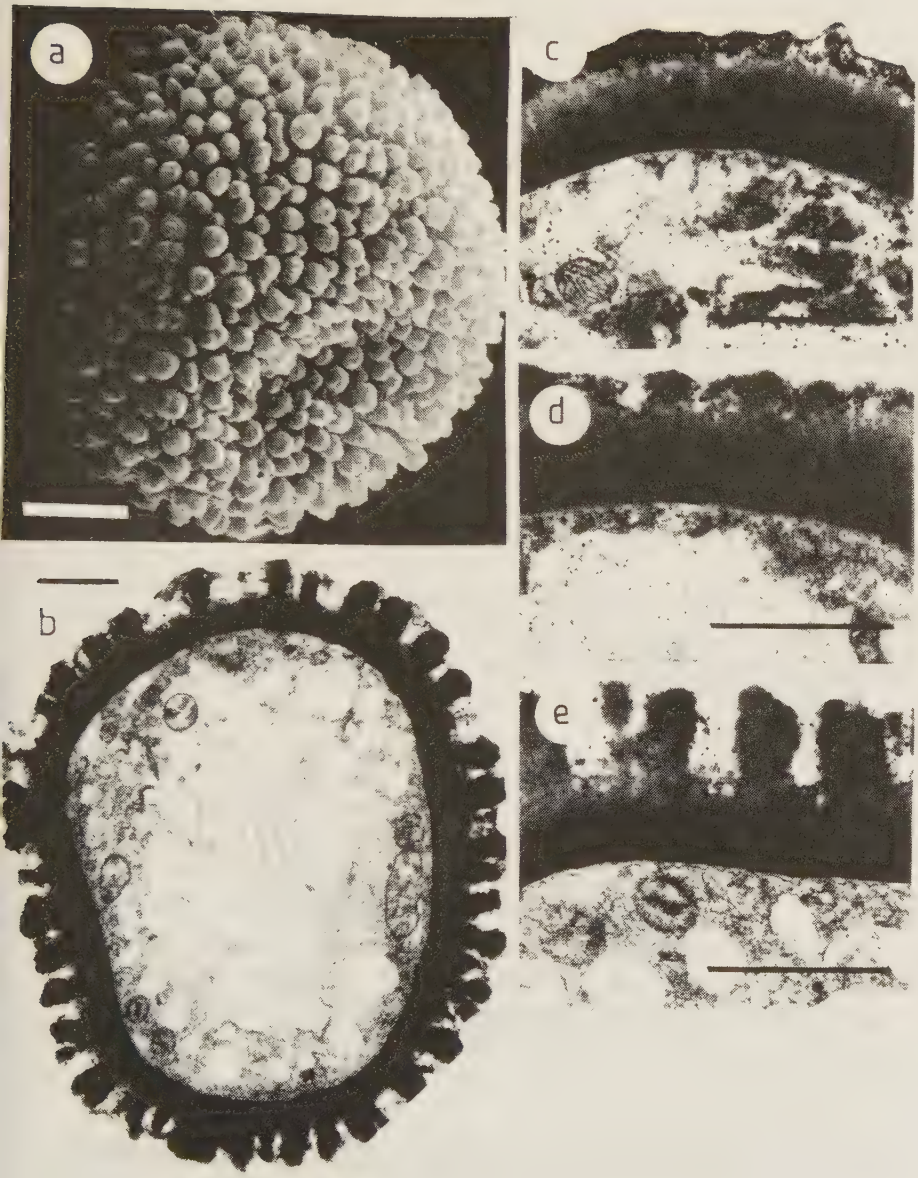
b) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

c-e) verschiedene Stadien der Sporenwandentwicklung

c) junge Spore

d) etwas ältere Spore

e) reife Spore


a
b
c
d
e

3.4.5. Ustilago vinosa (Berkeley) Tulasne

Es lag eine Aufsammlung auf Oxyria digyna aus Grönland vor.

Befall

U. vinosa zerstört die gesamten Blüten von Oxyria digyna. Diese sind bei Sporenreife von einer hellbraunen Sporenmasse erfüllt. Da der Befall schon weit fortgeschritten war, konnte nicht mehr entschieden werden, welche Organe zuerst zerstört werden. In einigen Blüten können noch entwickelte Staubblätter gefunden werden, so daß man annehmen muß, der Befall geht vom Fruchtknoten aus.

Sporen (LM)

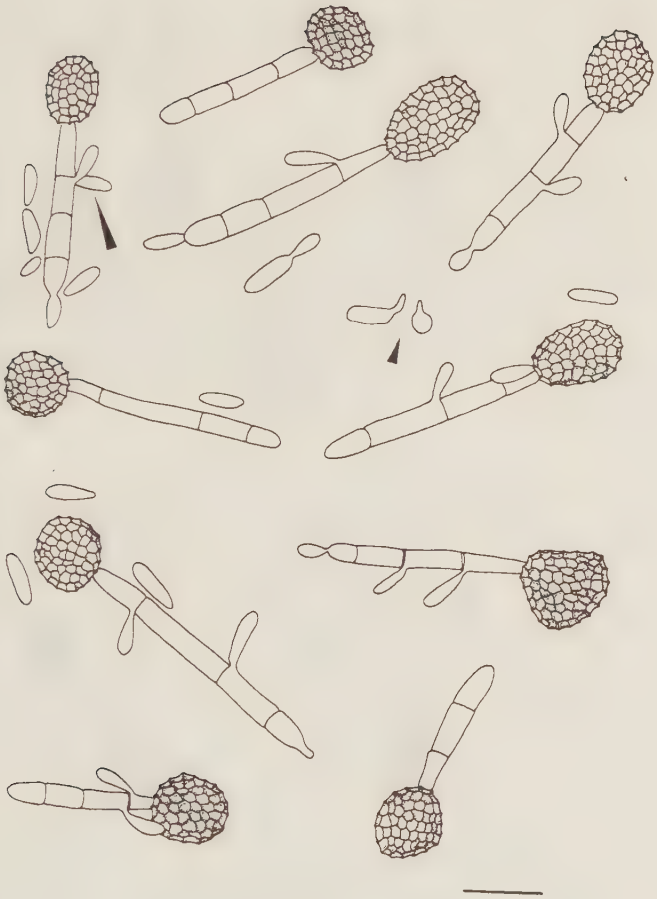
Im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) sind die Sporen hellbraun und besitzen eine netzförmige Oberfläche. Der Durchmesser beträgt 7-9 µm, die Maschen sind nicht weiter als 1 µm.

Keimung (LM)

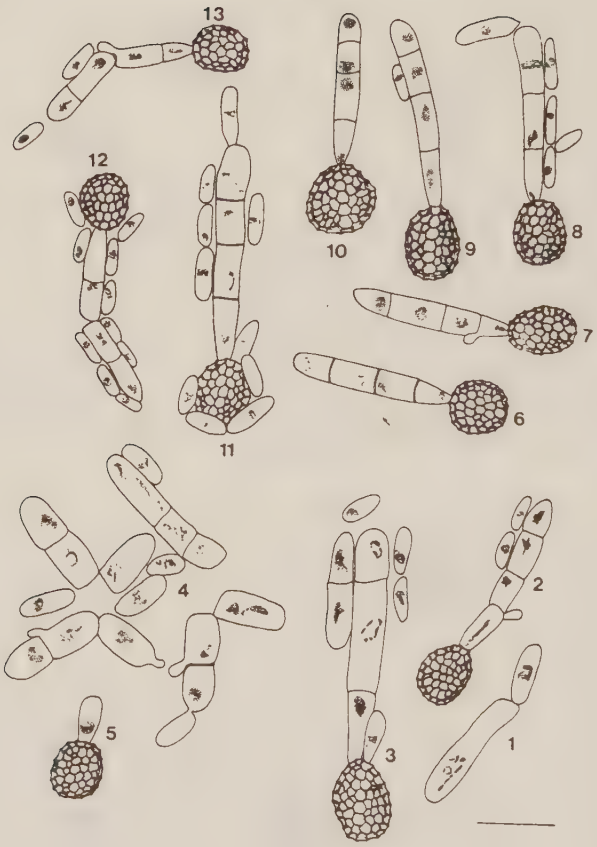
Die Keimung erfolgt bei Zimmertemperatur auf Objektträgerplatten mit einem schlanken, vierzelligen Promyzel, das seitlich und endständig Sporidien abschnürt (T26). Manchmal entstehen an einem Septum gleichzeitig 2 Sporidien (T26: großer Pfeil), wie es schon mehrfach für die Polygonaceen-Brände beschrieben werden konnte. Die Sporidien sind in der Lage, hefeartig weiterzuwachsen. Kopulationen sind selten zu beobachten, nur einmal konnte die beginnende Ausbildung einer Kopulationsbrücke gesehen werden (T26: kleiner Pfeil).

Giemsa - Färbung

Bei den giemsagefärbten Präparaten sind die Promyzelien oft von den Sporen losgelöst und brechen zum Teil auseinander (T27: 1, 4, 12, 13). In jeder Promyzelzelle und Sporidienzelle befindet sich ein Kern.



Tafel 26: Gekeimte Brandsporen von U. vinosa auf Objektträger-
platten



Tafel 27: Gekeimte Brandsporen von U. vinosa nach Giemsa-Färbung

Sporenmorphologie (REM)

Die reife Spore von U. vinosa besitzt eine netzförmige Oberfläche. Das Netz ist engmaschig mit dicken Leisten besetzt. Innerhalb der Maschen ist keine weitere Differenzierung erkennbar (Abb. 56).

3.4.6. Brandpilze auf Polygonaceae: Tabellarische Zusammenstellung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der Brandpilze auf Polygonaceae sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

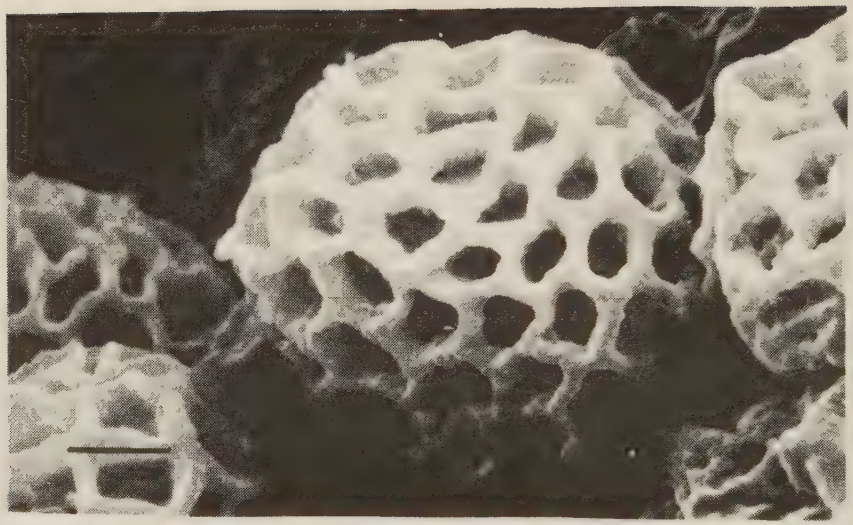


Abb. 56: U. vinosa auf Oxyria digyna
Spore (REM)

PARASIT	WIRT	SPOREN	BEFALL	KEIMUNG
Sphacelotheca hydropiperis	P. persicaria P. mite	Ø 12-15 µm Ø 10-11 µm	Blüte verklebte Sporenmasse mit zentraler Columella aus sterilen Pilzzellen	
U. reticulata	P. lapathifolium	Ø 10-12 µm	gesamte Blüte	
U. bistortarum	P. bistorta	Ø 12-14 µm	pustelförmige Sori auf Blätter	keimt nicht unter getesteten Bedingungen
U. inflorescentiae	P. viviparum	Ø 11-14 µm	gesamte Brutknospe	
U. vinosa	Oxyria digyna	Ø 7-9 µm	gesamte Blüte	

Tabelle 2: Zusammenfassung der Ergebnisse der Brandpilze auf Polygonaceae

3.5. Brandpilze auf Caryophyllaceae

3.5.1. Ustilago violacea (Pers.) Roussel

U. violacea ist ein Brandpilz, der in der Gegend von Tübingen auf einzelnen Vertretern der verschiedensten Gattungen der Caryophyllaceae vorkommt. Es wurde der Brand auf Saponaria officinalis, dem Typuswirt für U. violacea, untersucht.

Befall

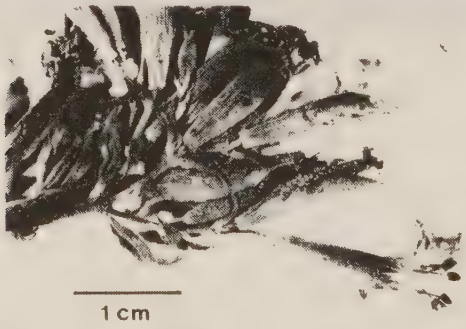


Abb. 57: Befallsbild von U. violacea auf Saponaria officinalis

U. violacea bildet die Sporenlager in den Antheren von Saponaria officinalis, die durch den Befall dunkelviolett werden und gegenüber nicht befallenen Antheren an Größe zunehmen (Abb. 57).

Sporen (LM)

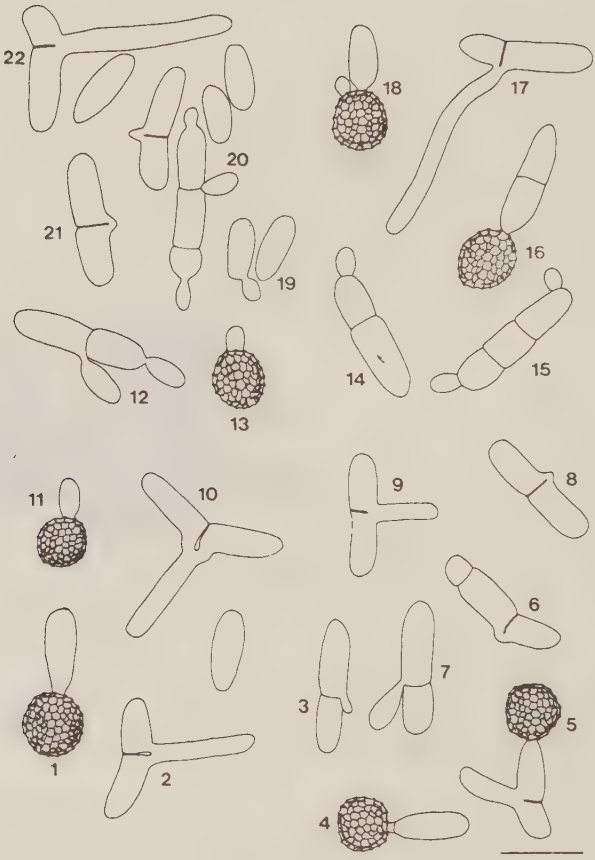
Die Sporen haben im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) eine blaßbraune Farbe. Die Oberfläche ist deutlich netzförmig. Der Durchmesser der runden Sporen beträgt 6-7 µm.

Keimung (LM)

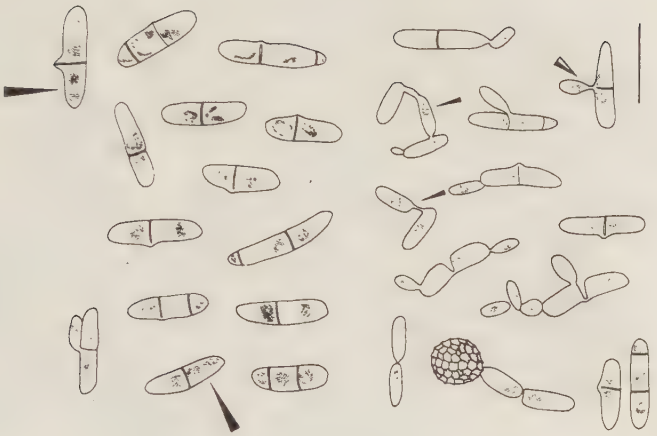
Auf MYP-Agar bei Zimmertemperatur durchgeführte Keimungsversuche ergeben nach einem Tag zahlreiche zwei- bis dreizellige Promyzelien, die entweder noch an der Mutterspore haften oder, was häufiger der Fall ist, von ihr bereits losgelöst sind. Diese Promyzelien schnüren entweder seitlich und endständig Sporidien ab (T28: 3, 7, 12, 14, 15, 20) oder bilden Fusionsbrücken zwischen zwei benachbarten Zellen aus (T28: 6, 8, 21), die allmählich hyphenförmig auswachsen (T28: 2, 5, 9, 10, 17, 22). Bei jüngeren Keimungsstadien kann beobachtet werden, wie ein sporidienähnliches Gebilde direkt aus der Spore wächst (T28: 18). Nach zwei Tagen ist die gesamte Fläche mit Sporidien, die sich hefeartig vermehren, übersät.

Giemsa - Färbung

Die giemsagefärbten Präparate bieten dasselbe Keimungsbild wie oben beschrieben. Die Mehrzahl der Promyzelien ist von den Muttersporen losgelöst. Auffallend ist ein durch die Präparation bedingter starker Größenverlust der Promyzelien und Sporidien. In der Regel enhält jede Promyzelzelle und Sporidie einen Kern, wenn nicht gerade eine Kernteilung stattgefunden hat (T29: große Pfeile). Über die Kopulationsbrücken wandert ein Kern in die auswachsende Hyphe (T29: durchbrochener Pfeil). Sporidienkopulationen treten ebenfalls auf, zum Teil auch zwischen drei Sporidien (T29: kleine Pfeile).



Tafel 28: Gekeimte Brandsporen von U. violacea auf MYP-Agar



Tafel 29: Gekeimte Brandsporen von U. violacea nach Giemsa-Färbung

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Wand der reifen Spore ist aus vier Schichten aufgebaut (Abb. 58a): einer schmalen, dunkleren Schicht (W1), die durch die Präparation vom Plasmalemma und der nachfolgenden helleren Schicht (W2) etwas abgelöst ist und einer wiederum dunkleren Schicht (W3), die das Oberflächennetz bildet. Letztere wird von einer äußerst dünnen, flockigen Schicht (W4) überzogen. Das Cytoplasma enthält einen Kern (N) (Abb. 58a) und zahlreiche Mitochondrien (M). Das Plasmalemma (P) zeigt auch hier die schon bei vielen Arten beobachteten Einstülpungen (Abb. 58a: Pfeile). Die Netzleisten besitzen keine scharfen Kanten; sie sind vielmehr wulstig abgerundet (Abb. 58b). Innerhalb der Maschen sind keine weiteren Strukturen erkennbar.

Abb. 58: U. violacea auf Saponaria officinalis

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

Wandschichten W1-W4
Plasmalemma P mit Einstülpung (Pfeil)
Kern N
Mitochondrien M

b) Sporen (REM)

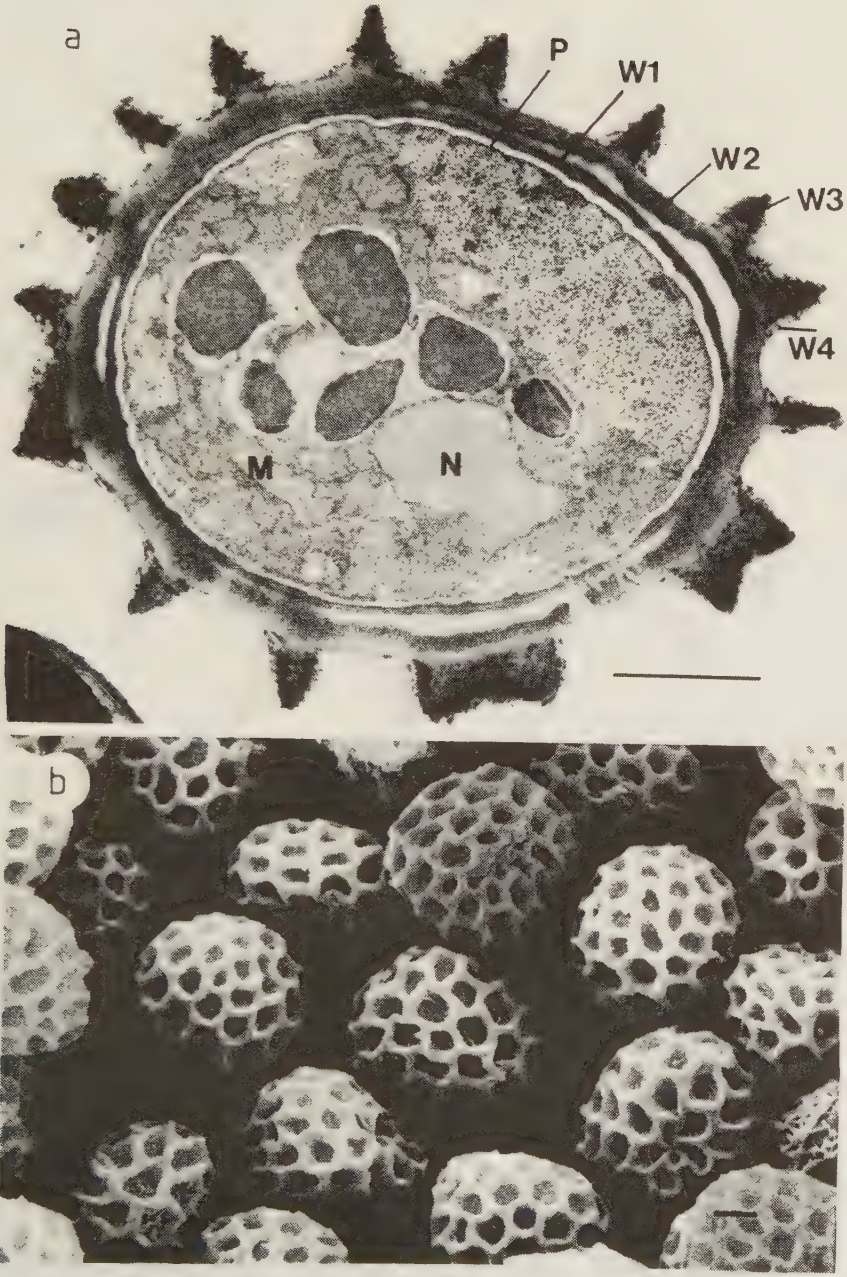

a
P
W1
W2
W3
W4
M
N
b

Abb. 59: U. violacea auf Saponaria officinalis
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) beginnende Sporenkeimung

Kern N

b) Beginn einer sekundären Sprossung direkt aus der Mutterspore (Pfeil)

a
N
b

Abb. 60: U. violacea auf Saponaria officinalis
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) keimende Spore

b) dreizelliges Promyzel mit endständiger Sporidiensprossung (großer Pfeil) und auswachsender Fusionsbrücke (kleiner Pfeil: aufgerissene Zellwand)

Kern N in die auswachsende Hyphe eingewandert

c) dreizelliges Promyzel, von der Mutterspore abgefallen

Kern N

a
b
c
N
N
N
N

Abb. 61: U. violacea auf Saponaria officinalis
Ultrastruktur der Sporenkeimung

a) Kopulationsbrücke zwischen zwei Promyzelzellen

b) seitliche Sporidiensprossung
Sporidie kurz vor dem Abbrechen

c) apikale Sporidiensprossung

(Kragen durch Pfeile gekennzeichnet)

a
b
c

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Bei der Sporenkeimung wächst das Promyzel durch die äußeren Wandschichten hindurch (Abb. 59). Die Wand des Promyzels erhält erst im Laufe der weiteren Entwicklung ihre endgültige Dicke. Nach und nach strömt Cytoplasma in das wachsende Promyzel ein (Abb. 60a). In einem bestimmten Entwicklungsstadium kann neben der Austrittsstelle des Promyzels eine weitere Knospungsstelle beobachtet werden (Abb. 59b: Pfeil). Hier entsteht das bei der Untersuchung mit dem LM bereits beschriebene, an eine Sporidie erinnernde Gebilde, das aus der Mutterspore sproßt. Reife Promyzelien lösen sich häufig von der Spore. Abb. 60c zeigt einen Ultradünnschnitt durch ein dreizelliges Promyzel. In jeder Zelle befindet sich ein Kern (N). Die im LM beschriebenen Kopulationsbrücken können auch mit Hilfe des TEMs dargestellt werden (Abb. 60b). Das dreizellige Promyzel beginnt an seiner Spitze eine Sporidie abzuschnüren (Pfeil), während seitlich eine Fusionsstelle zu einer Hyphe auswächst. Ein Kern (N) ist bereits eingewandert. Es ist zu beachten, daß beim Auswachsen einer solchen Fusionsstelle die äußeren Zellwandschichten nach dem Typ der Hefeknospung aufgerissen werden und man eine Art Kragen beobachten kann (Abb. 60b, 61a: Pfeile). Die seitliche (Abb. 60b) und apikale (Abb. 60c) Sporidiensprossung verlaufen ebenfalls nach dem Hefesprossungstyp der Basidiomyceten, d.h. in Verbindung mit einer eindeutigen Kragenbildung durch Aufreißen der äußeren Zellwandschichten. In den Septen konnten keine Poren beobachtet werden.

3.5.2. Ustilago violaceo-irregularis Brandenburger & Schwinn

Dieser auf Silene vulgaris vorkommende Parasit kann regelmäßig in der Umgebung von Oberjoch angetroffen werden.

Befall

Im Befallsbild unterscheidet er sich von U. violacea nicht. Die dunkelbraunen bis braunvioletten Sporenlager werden in den Antheren gebildet. Befallene Pflanzen sind im Wuchs etwas kleiner als gesunde.

Sporen (LM)

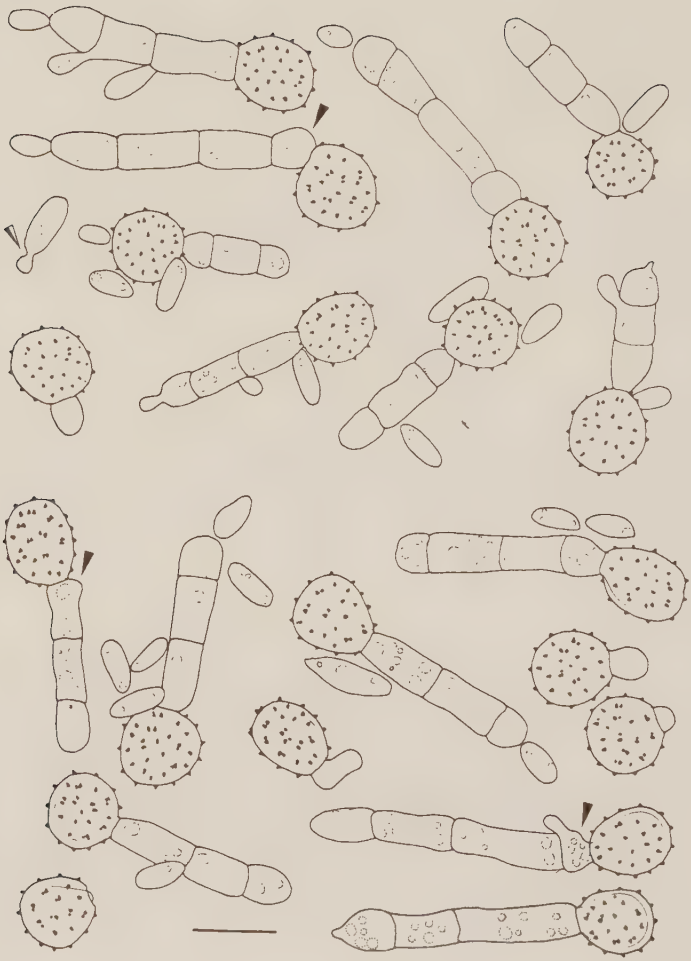
Die Sporen sind im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) rund bis oval und hellbraun durchscheinend. Die Oberfläche ist mit Warzen besetzt, die zum Teil hexagonal angeordnet sind und an eine Netzstruktur erinnern. Der Durchmesser beträgt 7-10 µm.

Keimung (LM)

Die Keimung erfolgt auf MYP-Agar bei Zimmertemperatur mit einem drei- bis vierzelligen Promyzel, das seitlich und endständig Sporidien abschnürt (T30). Häufig ist eine Art Höckerbildung an der untersten, der Spore am nächsten liegenden Promyzelzelle zu beobachten (T30: Pfeile). Im Gegensatz zu U. violacea bleiben die Promyzelien an den Sporen haften und fallen nicht ab. Die Promyzelzellen sind in der Regel unterschiedlich groß. Die Sporidien sprossen hefeartig weiter (T30: durchbrochener Pfeil).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Sporenwand setzt sich aus vier Schichten zusammen (Abb.62a). Dem Plasmalemma (P) schließt sich eine dunkle Schicht (W1) an, gefolgt von einer heller werdenden Schicht (W2). Die Warzen werden von der Schicht (W3) ausgebildet. Über diese zieht sich ein dünnes Häutchen (W4), das nicht überall mehr intakt ist. Der Wandaufbau entspricht dem von U. violacea. Die rasterelek-



Tafel 30: Gekeimte Brandsporen von U. violaceo-irregularis auf MYP-Agar

tronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen die Form und Verteilungsmöglichkeiten der Warzen auf der Sporenoberfläche (Abb. 62b, c). Sind die spitzzulaufenden Warzen in Abb. 62b mehr zufällig über die Oberfläche verteilt, so lassen sich an anderen Sporen Übergänge zu einer Netzleistenstruktur erkennen (Abb. 62c). Das Cytoplasma der Spore ist mit großen Lipidtropfen (L) angefüllt (Abb. 62a), die den dezentral gelegenen Kern (N) umgeben.

3.5.3. Brandpilze auf Caryophyllaceae: Tabellarische Zusammenstellung der Ergebnisse

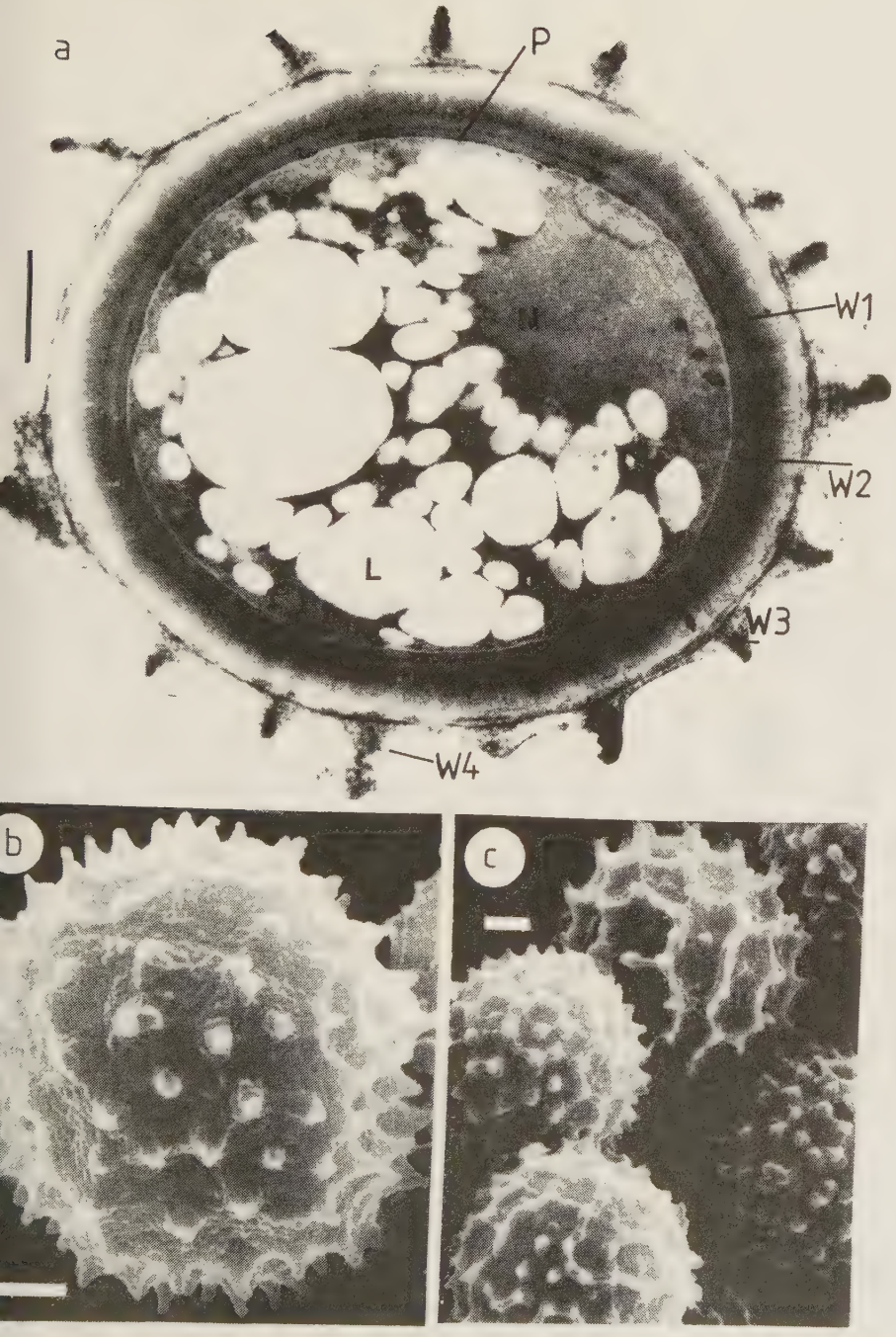
Die Ergebnisse der Brandpilze auf Caryophyllaceae sind in Tabelle 3 zusammengefaßt.

Abb. 62: U. violaceo-irregularis auf Silene vulgaris

a) Ultradünnschnitt einer nicht gekeimten Spore

Plasmalemma P
Wandschichten W1-W4
Kern N
Lipidtropfen L

b,c) Sporen (REM)


a
P
W1
W2
W3
W4
L
b
c

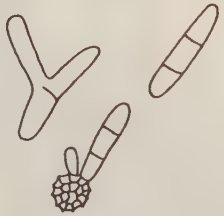
PARASIT	WIRT	SPOREN	BEFALL	KEIMUNG
U. violacea	Saponaria officinalis	Ø 6-7 µm	Antheren	
U. violaceo-irregularis	Silene vulgaris	Ø 7-10 µm		

Tabelle 3: Zusammenfassung der Ergebnisse der Brandpilze auf Caryophyllaceae

3.6. Die Brandpilze auf Dipsacaceae und Lamiaceae

3.6.1. Ustilago scabiosae (Sowerby) Winter

U. scabiosae kommt in der Umgebung von Tübingen häufig vor.

Befall

Der Pilz tritt in den Antheren von Knautia arvensis auf. Er verleiht den kugelig aufgeblasenen Blütenköpfen ein schmutzigbraunes Aussehen.

Sporen (LM)

Die Sporen besitzen im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) eine blaßbraune, hyaline Farbe. Sie sind rund und haben einen Durchmesser von 9-11 µm. Die Oberfläche ist netzförmig mit einer Maschenweite unter 1 µm.

Keimung (LM)

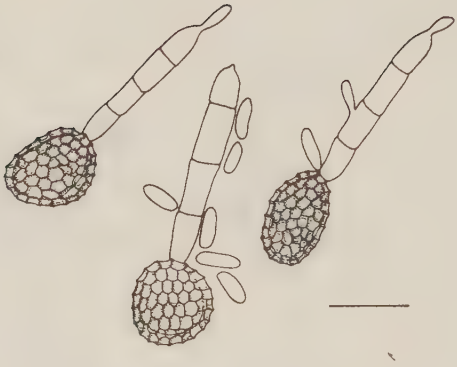
Die Keimung von U. scabiosae wurde immer wieder beschrieben (z.B. BREFELD 1883, HARPER 1899, PARAVICINI 1917, ZAMBETTAKIS 1973). Das Promyzel ist in der Regel vierzellig und es werden seitlich und endständig Sporidien abgeschnürt (T31).

Giemsa - Färbung

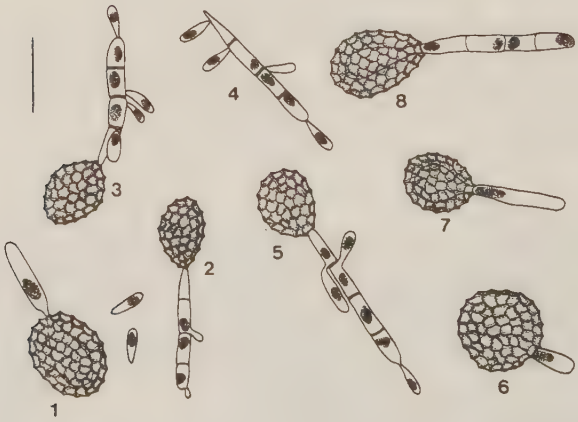
Bei der Sporenkeimung wandert zunächst ein Kern in das heranwachsende Promyzel (T32: 1, 6, 7). Nach zwei Kernteilungen befindet sich am Ende in jeder der vier Promyzelzellen ein Kern. Die Sporidien sind ebenfalls einkernig (T32).

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die feinstrukturelle Beschreibung der Sporenentwicklung und der reifen Sporen erfolgte im Rahmen dieser Arbeit und wurde bereits veröffentlicht (SCHMITTER 1982). Abb. 63a zeigt nocheinmal die fein geschichtete elektronenundurchlässige



Tafel 31: Gekeimte Brandsporen von U. scabiosae auf Objektträgerplatten



Tafel 32: Gekeimte Brandsporen von U. scabiosae nach Giemsa-Färbung

Sporenwand. In der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme (Abb. 63b) erkennt man die in das Innere der Netzleisten verlaufenden lappenförmigen Leistenfortsätze.

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Ebenso wie die Ultrastruktur der reifen Sporen wurde auch die Sporenkeimung mit Hilfe des TEMs untersucht und veröffentlicht (SCHMITTER 1982). Ein medianer Ultradünnschnitt durch ein reifes, von der Spore losgelöstes Promyzel ist in Abb. 63c dargestellt. In jeder der vier Promyzelzellen befinden sich ein Kern (N), Mitochondrien (M) und Lipidtropfen (L). An der untersten Promyzelzelle beginnt eine Sporidiensprossung (Abb. 63c: Pfeil).

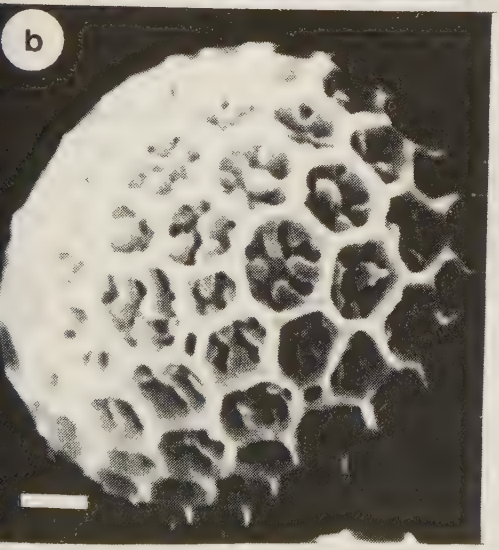
Abb. 63: U. scabiosae auf Knautia arvensis

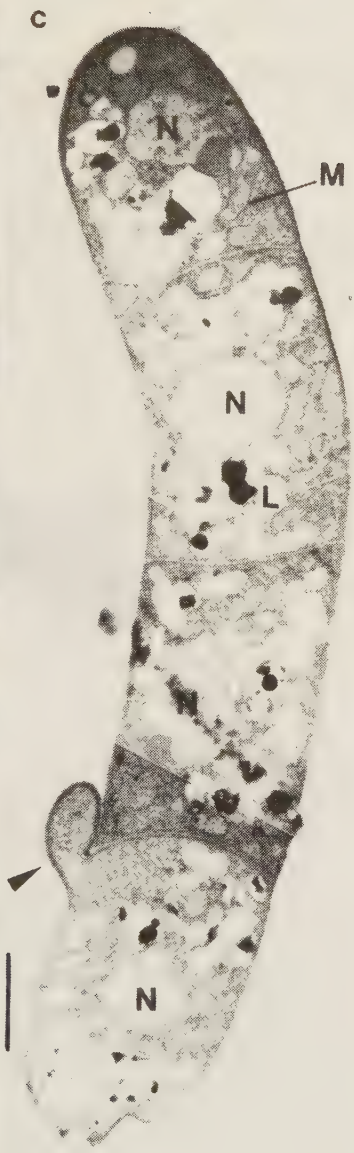
a) Sporenwand (TEM)

b) Spore (REM)

c) Medianer Ultradünnschnitt durch ein Promyzel
Kerne N
Mitochondrien M
Lipidtropfen L

a


b


c
N
M
N
L
N

3.6.2. Ustilago intermedia Schroeter

U. intermedia kommt auf Scabiosa lucida an den Berghängen um Oberjoch häufig vor.

Befall

Abb. 64: Befallsbild von U. intermedia auf Scabiosa lucida
Griffel, der aus einer befallenen Blüte herausragt durch Pfeil gekennzeichnet

Die durch den Befall kugelig aufgetriebenen Blütenköpfe fallen bei Sporenreife durch ihre dunkelbraune Farbe auf. Die Sporen werden in den Antheren gebildet, die durch den Befall prall gefüllt sind und beim Aufbrechen den gesamten Raum innerhalb der intakten Kronblätter der Einzelblüten ausfüllen. Zum Teil ragt noch der Griffel aus der Sporenmasse heraus (Abb. 64: Pfeil).

Sporen (LM)

Die Sporen weisen im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) eine hell- bis mittelbraune Farbe auf. Die runden Sporen be-

sitzen eine netzförmige Oberfläche mit Maschen, die nicht weiter als 1 µm sind. Der Durchmesser beträgt 10-13 µm.

Keimung (LM)

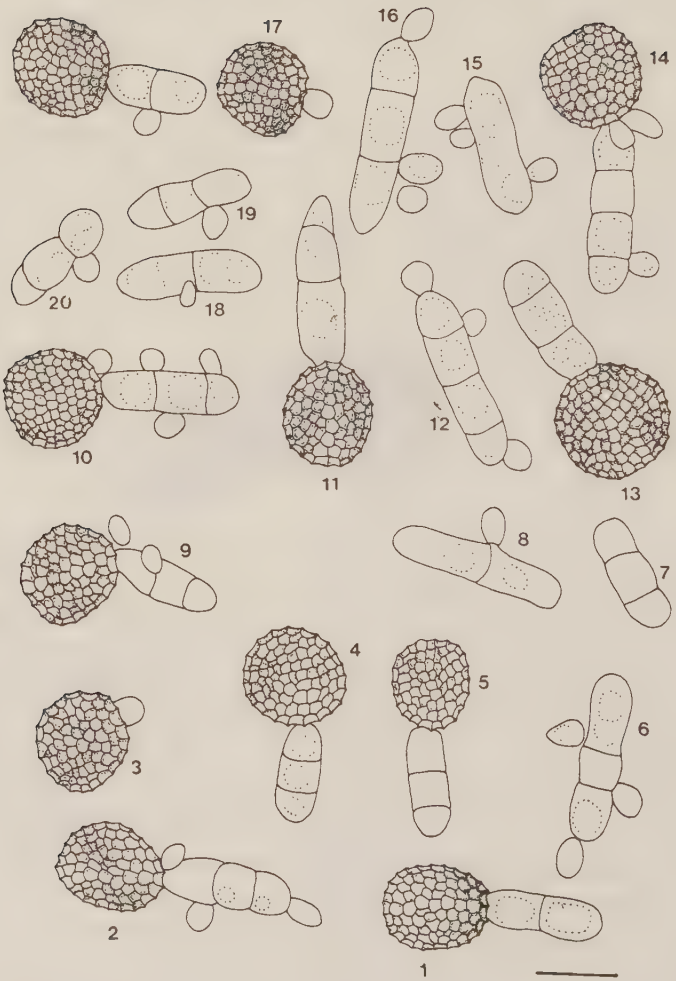
Die Keimung erfolgt auf MYP-Agar nach einem Tag mit einem drei- bis vierzelligen Promyzel, das aus mehr oder weniger abgerundeten Einzelzellen besteht (T33). Häufig sind die Promyzelien von der Mutterspore abgefallen (T33: 6-8, 15, 16, 18-20). Seitlich und endständig werden zunächst kleine, kugelförmige Sporidien abgeschnürt. Nach zwei Tagen nehmen Anzahl und Größe der Sporidien zu (T34). Keimungsversuche auf Objektträgerplatten verlaufen meistens ohne Erfolg. Es wird im besten Falle ein dreizelliges, kurzes Promyzel ausgebildet, das recht bald sein Wachstum einstellt. Sporidien werden keine gebildet.

Sporenmorphologie (TEM und REM)

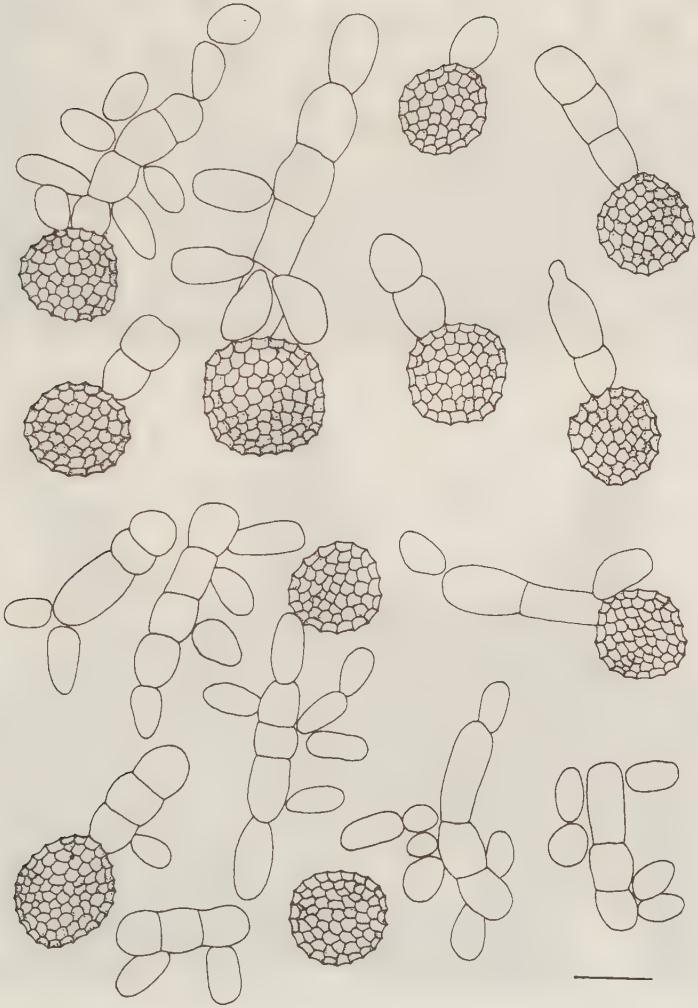
Die Wand der reifen Spore von U. intermedia ist äußerst dick und deshalb für Fixierungslösungen nur schlecht passierbar (Abb. 65b). Die Sporenwand ist aus einer fein lamellär geschichteten, ansonsten homogenen, grauen Schicht aufgebaut (Abb. 65b). Die Netzleisten der Sporenoberfläche werden ebenfalls von dieser Schicht gebildet. Über die Netzleisten hinweg zieht sich eine dünne, schleierartige Schicht (Abb. 65b, Pfeil), die im rasterelektronenmikroskopischen Bild nicht zu erkennen ist (Abb. 65a). Der Bauplan der Netzleisten ist mit dem von U. scabiosae vergleichbar. Auch hier ragen lappenförmige Fortsätze von den Leisten in das Maschenninnere.

Ultrastruktur der Sporenkeimung

Auf Membranen ausgestreute Sporen keimten nur mit einem geringen Prozentsatz, so daß eine Präparation für die Keimungsuntersuchungen mit Hilfe des TEMs nicht durchgeführt werden konnte. Dies traf auch für U. succisae und U. salviae zu.



Tafel 33: Gekeimte Brandsporen von U. intermedia auf MYP-Agar
1 Tag alte Kultur



Tafel 34: Gekeimte Brandsporen von U. intermedia auf MYP-Agar
2 Tage alte Kultur

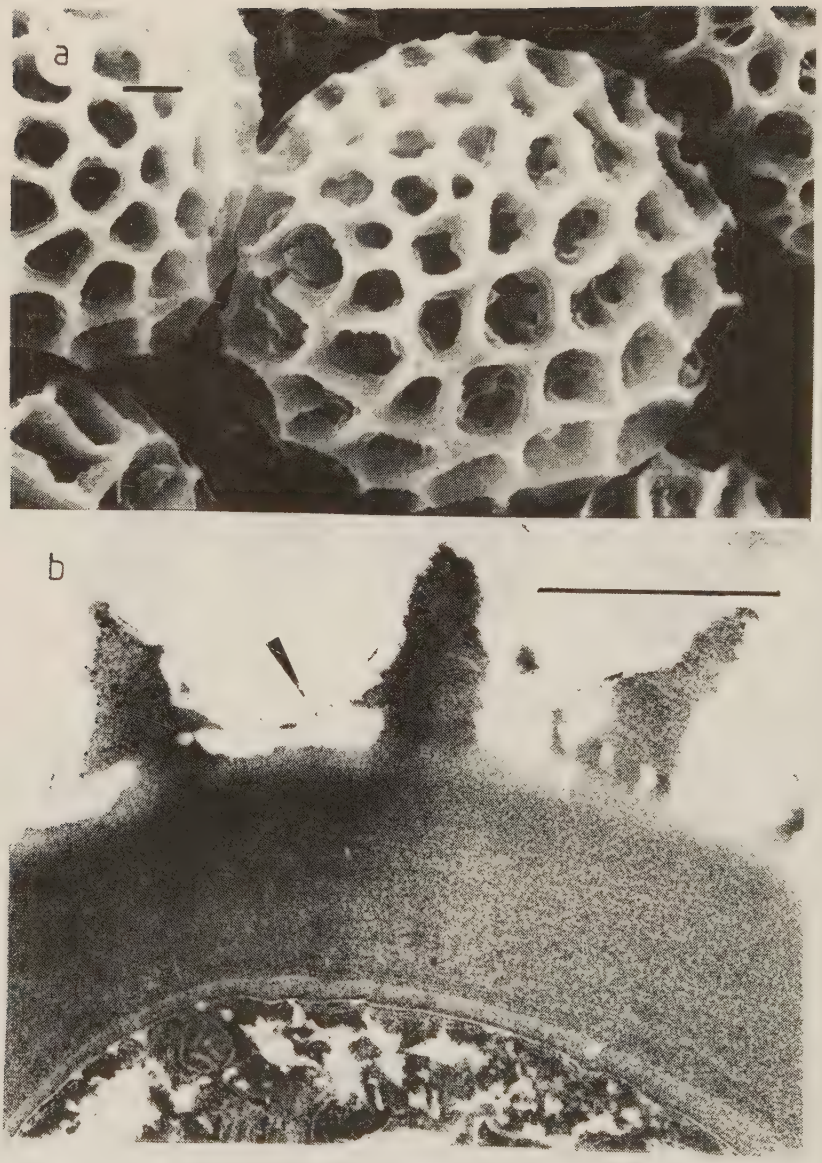


Abb. 65: U. intermedia auf Scabiosa lucida

a) Spore (REM)

b) Sporenwand (TEM)

3.6.3. Ustilago succisae Magnus

Befall

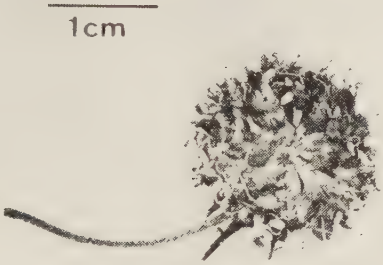


Abb. 66: Befallsbild von U. succisae auf Succisa pratensis

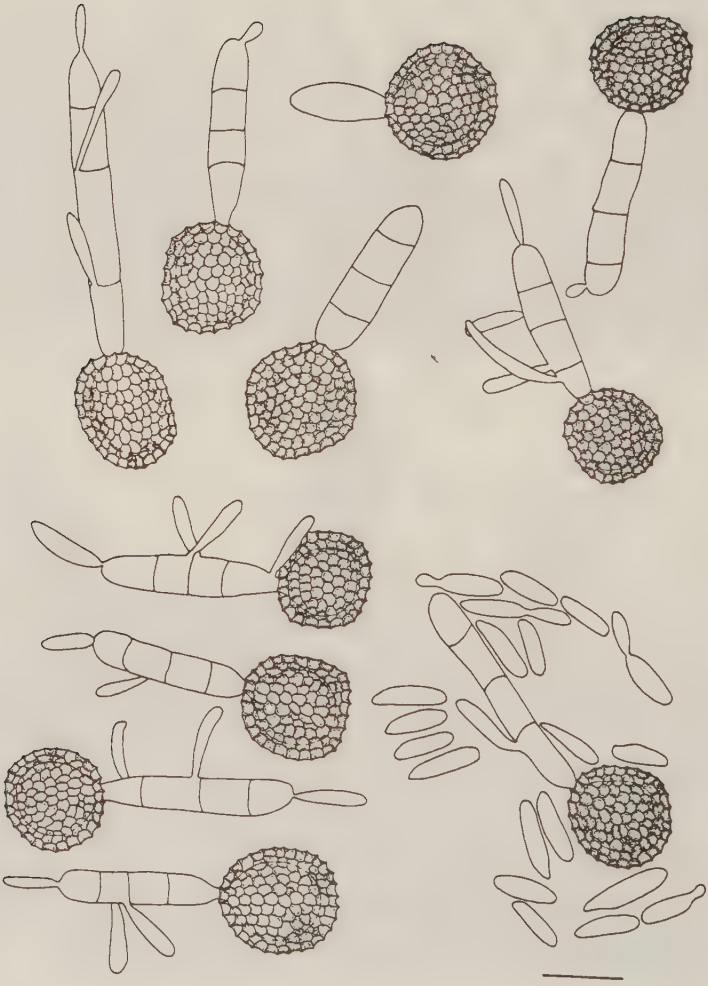
Die Sporenmassen von U. succisae werden in den Antheren von Succisa pratensis gebildet. Befallene Pflanzen unterscheiden sich von gesunden durch ihre weißen Antheren, die eine körnelige Struktur aufweisen. Gesunde Antheren sind violett. Bei Betrachtung mit der Lupe sieht man die glasig erscheinenden Pollen, die im Durchmesser ca. zehnmal so groß sind wie die Brandsporen (Abb. 66).

Sporen (LM)

Im LM haben die Sporen (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) ein farbloses, hyalines Aussehen. Die runden bis ovalen Sporen besitzen eine netzförmige Oberfläche mit Maschen von ca. 1 µm Weite. Der Durchmesser der Sporen beträgt 13-15 µm.

Keimung (LM)

Die Keimung erfolgt auf MYP-Agar bei Zimmertemperatur nach ein bis zwei Tagen mit einem vierzelligen Promyzel (T35).

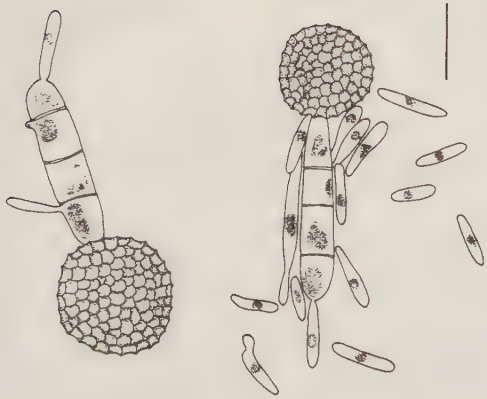


Tafel 35: Gekeimte Brandsporen von U. succisae auf MYP-Agar

Seitlich und endständig werden lange, schlanke Sporidien abgeschnürt, die sich hefeartig vermehren.

Giemsa - Färbung

Jede Promyzelzelle und jede Sporidie enthält einen Kern (T36). Bei der Sporidiensprossung teilt sich der Kern in der Promyzelzelle, ein Tochterkern wandert in die neu entstehende Sporidie, der andere verbleibt im Promyzel. Somit können nacheinander mehrere Sporidien vom Promyzel abgeschnürt werden.



Tafel 36: Gekeimte Brandsporen von U. succisae nach Giemsa-Färbung

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Die Sporen erwiesen sich sowohl bei der Präparation für das TEM als auch im REM als äußerst empfindlich. Bereits ein niedriger Strahlstrom im REM zerstörte die Sporen. Die Wand der reifen Sporen setzt sich aus drei Schichten zusammen (Abb. 67a). Auf das Plasmalemma (P) folgt eine schmale, graue Schicht (W1). Daran schließt sich eine dunklere, lamellär aufgebaute Schicht W2 an. Eine wiederum hellere Schicht W3 bildet die Netzleisten aus. Es fällt die große Höhe der Maschen von ca. 1 µm auf (Abb. 67). In der Tiefe der Maschen finden sich die schon bei U. scabiosae und U. intermedia beobachteten lappenförmigen Fortsätze.

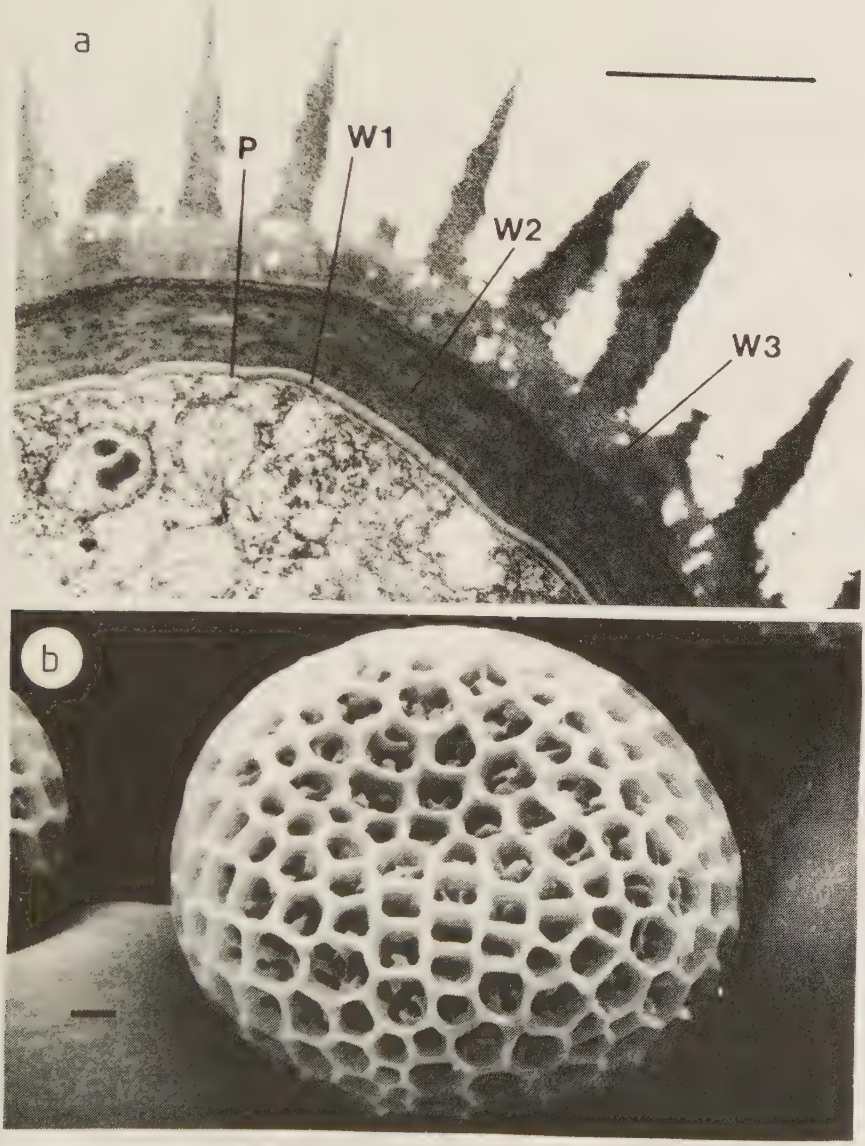


Abb. 67: U. succisae auf Succisa pratensis
a) Sporenwand (TEM)
Wandschichten W1-W3
Plasmalemma P
b) Spore (REM)

3.6.4. Ustilago salviae (Ferraris) Ciferri

U. salviae kommt auf Salvia pratensis in der Umgebung von Tübingen häufig vor.

Befall

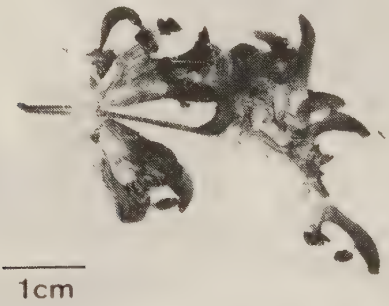


Abb. 68: Befallsbild von U. salviae auf Salvia pratensis

U. salviae befällt die Antheren des Wiesensalbeis Salvia pratensis. Anstelle der sonst von leuchtend gelben Pollen erfüllten Theken fallen infizierte Pflanzen durch die heraushängenden, durch das tiefdunkelbraune bis schwarze Sporenpulver prall gefüllten Antheren auf (Abb. 68).

Sporen (LM)

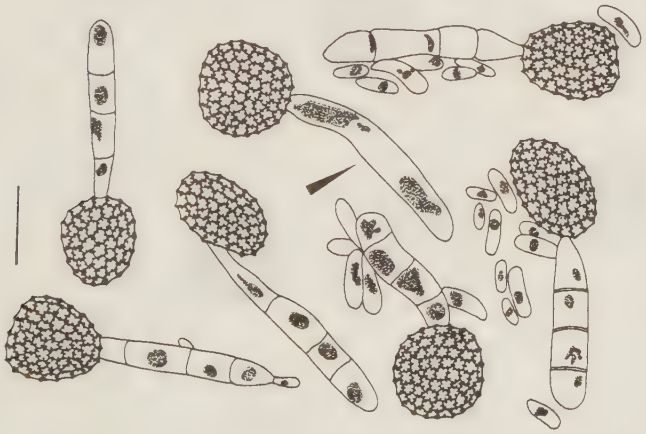
Im LM (Ölimmersion, 2000-fache Vergrößerung) sind die Sporen hell- bis mittelbraun. Ihre Oberfläche ist netzförmig. Innerhalb der Maschen befinden sich warzenähnliche Strukturen. Der Durchmesser beträgt 13-15 µm.

Keimung (LM)

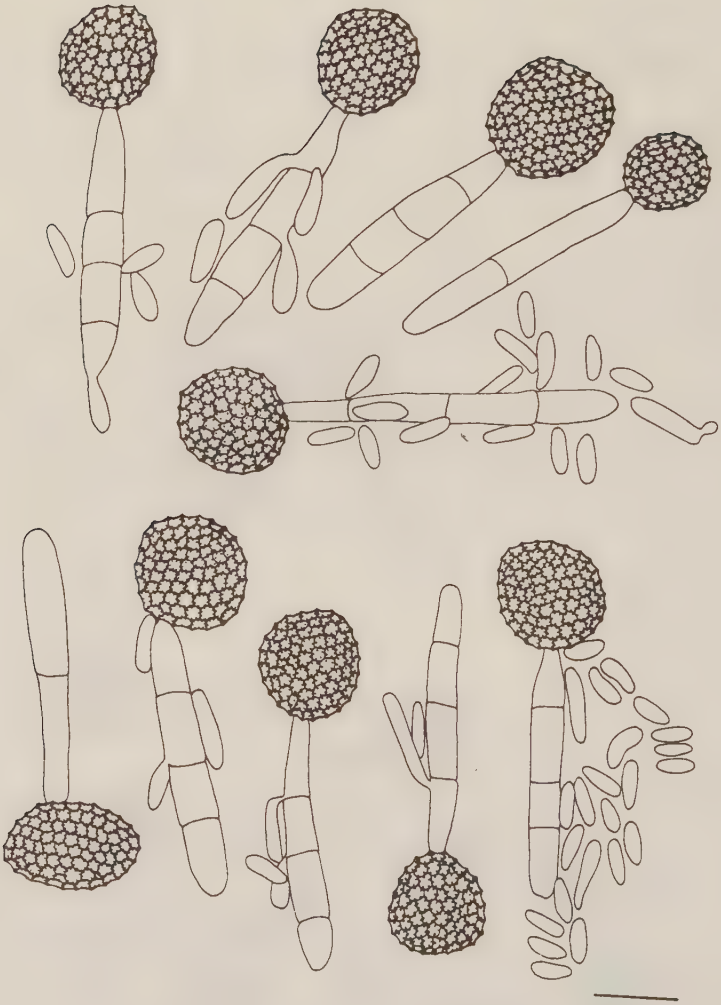
Die Keimung erfolgt bei Zimmertemperatur auf Objektträgerplatten mit einem vierzelligen Promyzel, das seitlich und endständig Sporidien unterschiedlicher Größe abschnürt. Die Sporidien vermehren sich kurze Zeit hefeartig, stellen aber dann das Wachstum ein (T37).

Giemsa - Färbung

Die Kernverteilung in Promyzel und Sporidien ist dieselbe wie bereits mehrfach für andere Arten beschrieben (T38). In jeder Promyzelzelle findet sich in der Regel ein Kern, ebenso sind die Sporidien einkernig. In T38 ist zusätzlich ein Kernteilungsstadium abgebildet (Pfeil), in dem sich der in das Promyzel eingewanderte Kern soeben einmal geteilt hat. Ein Septum ist noch nicht eingezogen.



Tafel 38: Gekeimte Brandsporen von U. salviae nach Giemsa-Färbung



Tafel 37: Gekeimte Brandsporen von U. salviae auf Objektträgerplatten

Sporenmorphologie (TEM und REM)

Feinstrukturelle Untersuchungen waren mit dem zur Verfügung stehenden Material von U. salviae nicht möglich, da die Sporenwände für die verwendeten Fixierungs- und Einbettungsmittel kaum durchlässig waren und somit keine Ultradünnschnitte angefertigt werden konnten.

Die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Spore gibt genaueren Einblick in die Strukturen innerhalb der Maschen, die im LM schon andeutungsweise zu erkennen waren (Abb. 69). Es handelt sich um stark ausgeprägte, lappenartige Fortsätze, die in das Mascheninnere hineinragen. Die Leisten scheinen dadurch auf Füßchen zu stehen.

3.6.5. Tabellarische Zusammenfassung der Ergebnisse der Brandpilze auf Dipsacaceae und Lamiaceae

Die Ergebnisse der Brandpilze auf Dipsacaceae und Lamiaceae sind in Tabelle 4 zusammengefaßt.

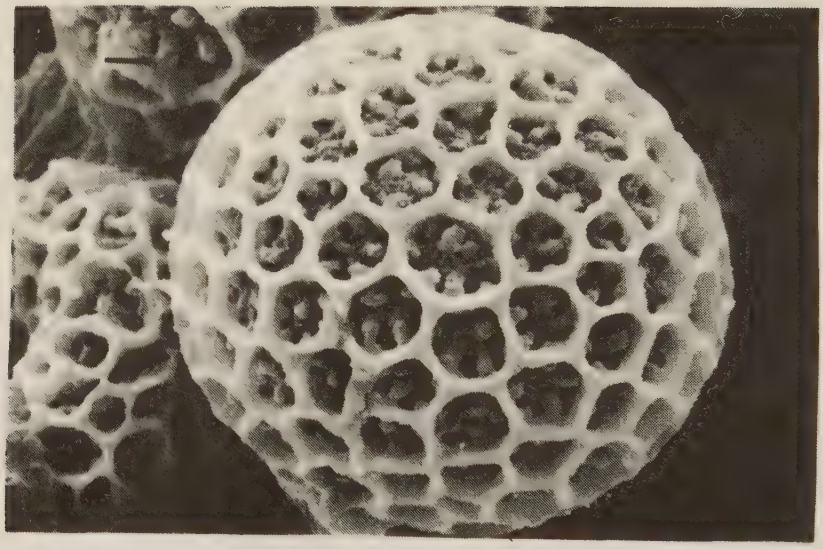


Abb. 69: U. salviae auf Salvia pratensis
Spore (REM)

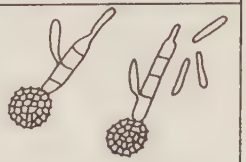
PARASIT	WIRT	SPOREN	BEFALL	KEIMUNG
U. scabiosae	Knautia arvensis (Dipsacaceae)	hellbraun Ø 9-11 µm	Anthereen	
U. intermedia	Scabiosa lucida (Dipsacaceae)	dunkelbraun Ø 10-13 µm		
U. succisae	Succisa pratensis (Dipsacaceae)	fast weiß Ø 13-15 µm		
U. salviae	Salvia pratensis (Lamiaceae)	dunkelbraun Ø 13-15 µm		

Tabelle 4: Zusammenfassung der Ergebnisse der Brandpilze auf Dipsacaceae und Lamiaceae

4. DISKUSSION

4.1. Vorbemerkung

Es sei an die im Abschnitt: Ergebnisse vorgenommene Gruppeneinteilung nach Wirtspflanzen erinnert. Die Ergebnisse dieser Gruppen werden im Folgenden einzeln diskutiert und ausgewertet.

4.2. Die Getreidebrände auf Avena, Hordeum und Arrhenatherum

4.2.1. Unterschiede

Betrachtet man Tabelle 1, so lassen sich nach dem Befallsbild zwei Gruppen unterscheiden: Die Gruppe der Hart- und die Gruppe der Flugbrände. Mit dem Befallsbild in engem Zusammenhang steht die Ausgestaltung der Sporenoberfläche. Die Oberfläche der Hartbrandsporen ist glatt, während die der Flugbrandsporen warzig ist. Dies könnte in Zusammenhang mit dem Verbreitungsmechanismus der Sporen stehen. Die Sporen der Hartbrände U. kolleri und U. hordei werden erst beim Dreschen verbreitet (BUBAK 1916) und nicht wie die Sporen der Flugbrände bereits zur Blütezeit durch den Wind. Dabei muß offenbleiben, auf welche Weise die Sporen der Hartbrände unter natürlichen, vom Menschen nicht beeinflußten Bedingungen, verbreitet werden. Für eine bessere Haftfähigkeit der Sporen zwischen den Spelzen bzw. auf der Narbe ist die Ausbildung von Warzen von Vorteil.

Unterschiede zeigen sich in der Keimung von U. nuda (Myzelkeimer) zu den übrigen Arten (Sporidienkeimer). Die Auswertung der Literatur in Bezug auf den Infektionsmechanismus läßt einen gewissen Zusammenhang zum Keimungsbild erkennen (SCHELLENBERG 1915). Bei U. nuda als Myzelkeimer erfolgt die Infektion zur Blütezeit über die Narben. Dabei dringt das Promyzel nach Art des Pollenschlauches in den Fruchtknoten des gesunden Korns, überwintert dort und wächst im nächsten Frühjahr mit dem jungen Keimling heran (BREFELD 1905, HECKE 1905, APPEL & GASSNER 1907, BUBAK 1916). Dies erschwert auch die Bekämpfung des Brandpil-

zes durch Oberflächenbeizung. Bei U. hordei, U. kolleri und U. avenae erfolgt die Infektion über den jungen Keimling. Dabei haften die Sporen bzw. Überdauerungsorgane gekeimter Sporen (ROESCH 1926) den Winter über am Samen und keimen im nächsten Frühjahr zur gleichen Zeit wie das Korn. Der Pilz dringt durch die Epidermis in das junge Pflänzchen ein (BREFELD 1895, APPEL & GASSNER 1907, LUTMAN 1910, BUBAK 1916, ROESCH 1926, GAGE 1927, KOLK 1930, WESTERN 1937, THIEDE 1963). Bei diesen Arten ist die Bekämpfung durch Oberflächenbeizung in den meisten Fällen erfolgreich. Für U. perennans sind die Angaben über den Infektionsmechanismus in der Literatur recht spärlich. SCHELLENBERG (1915) gibt ihn als nicht bekannt an und ROESCH (1926) vermutet einen ähnlichen Mechanismus wie bei U. avenae.

4.2.2. Gemeinsamkeiten

Den im vorigen Abschnitt genannten Unterschieden stehen eine beträchtliche Anzahl grundlegender Gemeinsamkeiten gegenüber, die nicht übersehen werden dürfen. Die Sporengröße schwankt bei allen Arten zwischen 5 und 7 µm, so daß hier keine Unterschiede bestehen. Auch das Aussehen der Sporen im LM mit einer heller erscheinenden Sporenhälfte ist allen Arten gemeinsam. Der Aufbau der Sporenwand, wie er durch die Ultradünnschnitte OsO_4-fixierter Sporen im TEM dargestellt werden kann, ist ebenfalls bei allen Arten gleich. In Abb. 70 wird deutlich, daß der Unterschied zwischen Flug- und Hartbrandarten nur in der Schicht W3 besteht, die bei den Flugbrandarten zusätzlich die Warzen ausbildet.

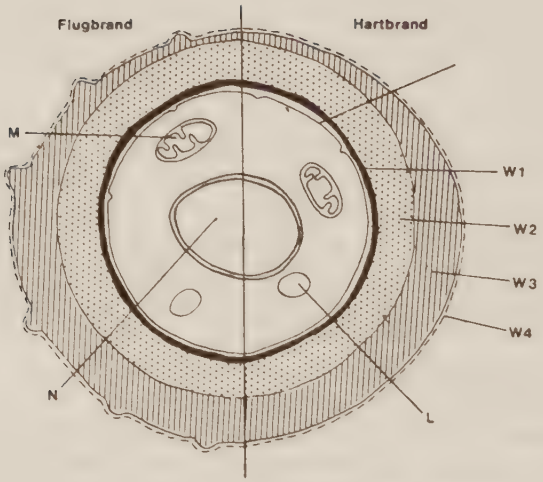


Abb. 70: Schema eines Sporenquerschnitts der Getreidebrände auf Avena, Hordeum und Arrhenatherum

ROBB (1972) beschreibt den feinstrukturellen Aufbau der Sporenwand von U. hordei mit Hilfe des TEMs. Sie kommt zu dem Ergebnis, daß es sich um drei verschiedene Schichten handelt, wobei die Schichten W1 und W2 meinen Schichten W4 und W3 entsprechen, währe ihre Schicht W3 nach meinen Ergebnissen noch einmal in W1 und W2 unterteilt werden kann.

Übereinstimmung herrscht auch im ultrastrukturellen Bild der frühen Keimungsstadien. Bei allen untersuchten Arten handelt es sich um eine Ausstülpung innerer Wandschichten unter gleichzeitigem Aufreißen der äußeren. Hier handelt es sich wahrscheinlich um ein Merkmal, das für die meisten untersuchten

Arten aus den anderen Gruppen ebenfalls zutrifft und deshalb über die Artebene hinausreicht. Die Untersuchung gekeimter Stadien im TEM liefert mehr Information als im LM. Die Bedingungen, unter denen die Keimung erfolgt, sind in allen Fällen gleich, ebenso erfolgt die Präparation immer nach derselben Methode. Der erhöhte Informationsgehalt kann exemplarisch anhand von U. kolleri demonstriert werden: Im LM waren häufig nur zwei Septen zu erkennen, während das dritte, das sich in Sporennähe befindet, erst durch das TEM sichtbar gemacht werden konnte.

Die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen der glatten Hartbrandsporen zeigen völlige Übereinstimmung der beiden Arten, was auch für die warzigen Flugbrandsporen zutrifft.

4.2.3. Variationsbreite im Keimungsbild

Gerade bei dieser Gruppe wurde deutlich, daß das Keimungsbild stark vom Nährstoffangebot abhängig ist. Sporidienbildung erfolgt nur bei reichlichem Nährstoffangebot, d.h. bei Keimungsansätzen direkt auf MYP-Agar. Eine Ausnahme bildet der unter allen Keimungsbedingungen mit Myzel auskeimende U. nuda. Kopulationsbrücken werden immer dann ausgebildet, wenn ein geringes Nährstoffangebot vorliegt, d.h. bei Keimungsansätzen auf Objektträgerplatten. Die giemsagefärbten Präparate entsprechen einer Keimung auf nährstoffarmem Substrat. Diese Kernfärbungen verdeutlichen die Funktion der Kopulationsbrücken bzw. Zellfusionen, nämlich die der Dikaryotisierung. Über diese Brücken wandert der Kern in die Nachbarzelle und stellt somit das Zweikernstadium her (siehe auch DANGEARD 1892, LUTMAN 1910 PARAVICINI 1917, HÜTTIG 1931, THREN 1941).

4.2.4. Literatur

a) Geschichtlicher Abriß

Aufgrund ihrer großen wirtschaftlichen Bedeutung war und ist diese Gruppe von Brandpilzen häufig Gegenstand der Forschung.

Einen ausführlichen Überblick über die ursprünglich als Sammelspezies geführte Art bis hin zur endgültigen Aufspaltung in die heute verwendeten Arten findet man bei APPEL & RIEHM (1911).

Nicht unerwähnt bleiben sollen die Arten, die eng in diesen Verwandtschaftskreis gehören, in dieser Arbeit jedoch nicht untersucht wurden oder deren Eigenständigkeit umstritten ist. Als erstes wäre der Flugbrand des Weizens, U. tritici (Pers.) Rostrup zu nennen, von dem leider kein Frischmaterial zur Verfügung stand. BIEDENKOPF (1894) beschreibt einen Brandpilz auf Gerste, der nach dem Befallsbild dem Flugbrand entspricht, warzige Sporenoberflächen besitzt, in der Keimung jedoch mit gleichzeitiger Myzel- und Sporidienkeimung eine intermediäre Stellung einnimmt. TAPKE (1943) zeigt hingegen, daß die Beschreibung von U. medians auf einer Mischung zweier verschiedener Pilze basieren muß und somit nach den Regeln des Botanischen Codes zu verwerfen ist. Nach seinen Untersuchungen existiert ein keimlingsinfizierender Flugbrand, der mit Sporidien keimt. Er beschreibt ihn als U. nigra (TAPKE 1932, 1943).

Die Stellung einer Hartbrandform auf Arrhenatherum elatius, die zuerst als U. dura von APPEL & GASSNER (1907) beschrieben wurde, bleibt bis heute umstritten. SCHELLENBERG (1915) befaßt sich ausführlich mit diesem Parasiten, der durch verklebte Sporenmassen, glatte Sporen und Sporidienkeimung ausgezeichnet ist. Wegen der geringen wirtschaftlichen Bedeutung findet man wenig Hinweise auf diesen Pilz in der neueren Literatur.

b) Untersuchungen von Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb dieser Gruppe

LIRO (1924) führt die fünf von mir untersuchten Arten ebenfalls als getrennte Arten auf, weist jedoch in seinen biologischen Abschnitten darauf hin, daß U. avenae und U. kolleri (bei ihm: U. levis (Kellerm. & Swingle) Magnus) im Befallsbild nur schwer voneinander zu unterscheiden sind, da auch sämtliche Übergangsformen von Flug- zum Hartbrandtyp vorhanden sind. Zudem zeich-

nen sich beide Arten durch Keimlingsinfektion und die biologische Fixierung auf Avena-Arten aus. KNIEP (1926), der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen einzelnen Arten durch erfolgreiche Sporidienkopulationen als bewiesen ansieht, berichtet von Sporidienkopulationen zwischen U. hordei und U. perennans sowie zwischen Sporidien von U. hordei mit Promyzelien von U. nuda. In ähnlicher Weise beschreibt DICKINSON (1927) erfolgreiche Hyphenfusionen zwischen U. hordei und U. kolleri. Die zweikernige Fusionshyphe läßt wieder einkernige Hyphen entstehen. Solche nur vorübergehenden Fusionen wie auch die Sporidienkopulationen werden von manchen Autoren recht kritisch bewertet. ALLISON (1937) sieht in der Fusion zwischen haploiden Sporidien bzw. zwischen Promyzelzellen nur einen ersten Schritt der Hybridisierung, die durch eine erfolgreiche Infektion mit dem Kopulationsprodukt endgültig bewiesen werden müßte. So lassen sich nach seinen Ergebnissen U. hordei und U. nigra (bei ihm: U. medians) erfolgreich kreuzen, wobei das Hybridprodukt manchmal erheblich virulenter als innerartliche Hybriden sein kann. Keinen Erfolg erzielt er bei Kreuzungen zwischen U. hordei mit U. avenae und U. hordei mit U. kolleri (bei ihm: U. levis). Auch für FISCHER (1951) sind Hybridisierungen nur dann erfolgreich, wenn die F1-Generation auch Sporen produziert. Daß U. avenae und U. kolleri in Bezug auf Befallsbild und Sporenmorphologie genetisch verschieden sind, betonen HANNA & POPP (1930), andererseits beweisen Kreuzungsversuche, daß diese Arten eng miteinander verwandt sind. Infektionsversuche mit dem Kreuzungsprodukt aus Sporidien beider Arten ergeben den Flugbrandtyp mit warzigen Sporen. Durch Rückkreuzungen kann gezeigt werden, daß der warzige Sporentyp gegenüber dem glatten dominant ist (HOLTON 1931, POPP & HANNA 1935). In seiner Dissertation schreibt HOLTON (1932), daß trotz Kreuzbarkeit und Bildung von Hybridsporen diese beiden Arten als verschieden anzusprechen sind. Er begründet seine Auffassung mit der von ihm festgestellten Tatsache, daß die Sporidien der Hybridgeneration nahezu überhaupt nicht auf Nährmedium weiterwachsen, während man die Sporidien des Kreuzungsprodukts von physiologischen Rassen einer der beiden Arten ohne Mühe weiter-

kultivieren kann. Es wäre deshalb nicht korrekt, U. avenae und U. kolleri als physiologische Rassen einer einzigen Art aufzufassen.

Die Vereinigung von U. avenae und U. perennans schlagen FISCHER & HOLTON (1941) vor. Sie zeigen, daß Kulturhafer sowohl mit U. perennans als auch mit Kreuzungen aus U. avenae und U. perennans erfolgreich infiziert werden kann. Die beiden Arten sind morphologisch und im Keimungsbild identisch, jedoch ist U. perennans auf den Glatthafer spezialisiert. Die Kreuzbarkeit und die Übereinstimmung in Morphologie und Keimung reichen nach Meinung der Autoren für eine Vereinigung der beiden Arten unter U. avenae aus. Die Soritypen bei Kreuzungen schwanken zwischen bedeckt, nackt, pulvrig und verklebt. Es wird auch auf eine Verwandtschaft mit U. kolleri hingewiesen, da U. avenae auf wildem Hafer oft mit bedecktem Sorus zu finden ist. In einer späteren Veröffentlichung beschreibt FISCHER (1943) aufgrund identischer Sporenmorphologie und Keimung U. nigra, U. avenae und U. perennans als eine Art, nämlich U. avenae, sowie U. hordei und U. kolleri als U. hordei und U. nuda und U. tritici als U. tritici. Die Wirtspflanzen läßt er dabei ganz unberücksichtigt. CUNNINGHAM (1945a) gibt in seinem Schlüssel für die neuseeländischen Brandpilze für U. avenae Avena und Arrhenatherum als Wirtspflanzen an und faßt folglich U. avenae und U. perennans zu einer Art zusammen.

Kreuzungen zwischen U. nigra und U. hordei mit intermediären Befallsbildern werden von BEVER (1945) beschrieben.

Mit Hilfe des TEMs werden von HILLE & BRANDES (1957) Oberflächenabdrücke von Sporen einiger Ustilago-Arten vergleichend betrachtet. Durch die etwas markantere Bestachelung bei Sporen von U. avenae soll sich diese Art gut von U. perennans unterscheiden. Ein Jahr später (HILLE 1958) untersucht er erneut die Frage, ob die Vereinigung von U. avenae und U. perennans gerechtfertigt ist. Er übt Kritik an der von FISCHER & HOLTON (1941) vorgenommenen Vereinigung dieser beiden Arten und beschreibt exakt

die unterschiedlichen Befallsbilder. Die Kreuzungserfolge zwischen den beiden Arten sind für ihn fraglich, da die Kernverhältnisse überhaupt nicht geklärt sind.

LINDEBERG (1959) faßt sämtliche sporidienbildende Getreidebrände unter U. segetum (Pers.) Roussel zusammen. Da zwei Gruppen morphologisch unterscheidbar sind, werden diese als Varietäten geführt. U. segetum var. avenae beinhaltet bei ihr U. avenae, U. perennans und U. dura, U. segetum var. hordei U. hordei und U. kolleri. Die mit Myzel keimenden U. nuda und U. tritici werden zu U. tritici zusammengefaßt. Die Anmerkungen, die sie zur Nomenklatur, insbesondere der von STEVENSON & JOHNSON (1944), macht, sind nicht sehr überzeugend.

SAVULESCU et al. (1964, 1969) untersuchen Ustilago-Arten elektronenmikroskopisch, indem sie die Sporen direkt auf Netzchen geben. Sie sind somit in der Lage, Form und Größe der Oberflächenornamente zu vergleichen. Sie erhalten Unterschiede in Größe und in dem Grade der Zugespitztheit der Warzen bei U. nigra und U. avenae sowie bei U. tritici und U. nuda. Damit widersprechen sie FISCHER (1943). Die herausgearbeiteten Unterschiede sind jedoch nicht sehr aussagekräftig. Ultradünnschnitte und rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Sporen liefern bedeutend mehr Informationen über den Aufbau von Sporenwand und auch über Form und Größe der Warzen. Mitarbeiter derselben Arbeitsgruppe (DUMITRAS et al. 1970) bestätigen noch einmal die früheren Ergebnisse und betonen, daß es sich bei U. tritici, U. nuda, U. nigra, U. avenae und U. hordei um gut unterscheidbare Arten handelt. Sie folgern daraus, daß die Ustilago-Arten allein durch morphologische Merkmale ihrer Sporenoberfläche, wie sie sich durch die direkte Abbildungsmethode der Sporen im TEM ergeben, unterschieden werden können. Dies ist jedoch, wie oben schon erwähnt, nicht ohne kritische Anmerkungen zu sehen, da es heute wesentlich bessere Methoden gibt, die Sporenmorphologie zu vergleichen. In einer später erscheinenden Veröffentlichung schließen sich LANGDON et al. (1976) der Auf-

fassung FISCHERS (1943) an und fassen die Getreidebrände in drei Arten zusammen: U. avenae, U. hordei und U. nuda.

NIELSEN (1978) vertritt die Ansicht, daß man zuerst die biologischen Beziehungen zwischen den einzelnen Arten herausfinden sollte, bevor man Synonyme aufstellt. Er stellt die Theorie auf, daß die Wirtsspezifität der auf Hafer und Gerste vorkommenden Arten, wie sie heute besteht, das Ergebnis einer divergenten Koevolution von Parasiten und Wirten darstellt. Diese Ustilago-Arten besitzen eventuell gemeinsame Vorfahren mit gemeinsamen Wirtspflanzen. Auf der Suche nach solchen gemeinsamen Wirtspflanzen fand er durch Infektionsversuche heraus, das Agropyron tsukushiense var. transiens und Hordeum compressum von allen Getreidebrandarten (U. tritici, U. nuda, U. hordei, U. nigra, U. avenae und U. kolleri) sowie von U. bullata infiziert werden können. Er ist sich bewußt darüber, daß durch solch gemeinsame Wirtspflanzen die Zusammengehörigkeit der morphologisch ähnlichen Arten zwar unterstrichen wird, jedoch ohne Hybridisierungsversuche noch nichts entschieden werden kann.

Schlußfolgerungen

Die Zahl der Autoren, die sich dem Problem der Erforschung von Verwandtschaftsverhältnissen der Getreidebrände im Laufe der Jahre gewidmet hat, beweist, daß es außerordentlich schwierig ist, die Merkmale herauszufinden, die eine Zusammenlegung von Arten rechtfertigen. Der Zusammenschluß von Arten wird in den meisten Fällen mit Hilfe von erfolgreichen Kreuzungen begründet, die morphologischen Merkmale werden immer dann herangezogen, wenn es um Eigenständigkeit von Arten geht. Offen bleiben müssen nach diesem Überblick zunächst die tatsächlichen Beziehungen.

c) Keimungsbeschreibungen

Seit der Entdeckung durch PREVOST (1807), der herausfand, daß Brandsporen keimen, wurde von den meisten Forschern, die sich

mit Brandpilzen befaßten, die Keimung der einzelnen Arten beschrieben. So findet man schon früh zahlreiche Angaben über die Keimung der Getreidebrände (KELLERMAN & SWINGLE 1890, BREFELD 1895).

HERZBERG (1895) unterscheidet zwischen Myzelkeimer U. nuda und U. tritici und Promyzelkeimer U. avenae, U. hordei und U. perennans. Die auftretenden Kopulationsbrücken zwischen zwei benachbarten Zellen bezeichnet er als Höcker. In sehr engem Zusammenhang mit der Keimung der Brandsporen steht das Kernverhalten. Detaillierte Beschreibungen findet man bei PARAVICINI (1917), WANG (1934) und ZAMBETTAKIS (1973).

Sehr früh wurde auch festgestellt, daß das Keimungsbild nicht konstant ist. BREFELD (1883) beschreibt eine üppigere Sporidienbildung bei Versuchsansätzen in Nährlösung. Eine Abhängigkeit des Keimungsbildes von U. hordei von der Zusammensetzung des Mediums wird von FLEROW (1919) festgestellt. Unterschiede im Keimungsbild von U. perennans ergeben sich, wenn die Sporen auf aqua dest. (Keimung mit Kopulationsbrücken) oder auf Nährmedium (Keimung mit Sporidien) ausgesät werden (BOSS 1927). Der Keimungstyp ist also nicht als festes Merkmal zu sehen, sondern hängt in hohem Maße von den umgebenden Bedingungen ab (NIELSEN 1966).

Die Temperatur hat nach HÜTTIG (1931) einen wesentlichen Einfluß auf das Keimungsbild und Kernverhalten der verschiedenen Arten. Die Ausbildung von Sporidien am Promyzel bzw. die Keimung mit Myzel hängt von der vorgegebenen Temperatur ab. Auf diese Weise stellt HÜTTIG für U. avenae und U. hordei eine unterschiedliche optimale Keimungstemperatur fest. Allerdings beschreibt er, daß U. nuda bei einer Temperatur von 10° C mit Sporidien keimt, was z.B. von THREN (1937) und auch in eigenen Untersuchungen nicht nachvollzogen werden konnte. Gegen die Resultate HÜTTIGS wendet sich KOLK (1943), die nicht allein die Temperatur für das unterschiedliche Keimungsverhalten verant-

wortlich macht. Sie vertritt die Auffassung, daß jede Art in einer ganz speziellen Weise keimt, sofern man ihr optimale Bedingungen für ihre Entwicklung bietet. Sowohl HÜTTIG (1931) als auch KOLK (1943) warnen vor einer Beschreibung von neuen Arten aufgrund des Keimungsbildes.

Schlußfolgerungen

In den lichtmikroskopischen Darstellungen der Keimung der Getreidebrände herrscht zum größten Teil Übereinstimmung mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung. Die zentrale Aussage der Literatur steht im Einklang mit eigenen Ergebnissen und stellt sich wie folgt dar: Das Keimungsbild ist nur vergleichbar und zur Artunterscheidung verwendbar, wenn unter gleichen Bedingungen gearbeitet wurde, andernfalls führt ein Vergleich zu unzulässigen Schlüssen, da das Keimungsbild sich als äußerst variabel erweist. Es ist auch nicht bekannt, welche Keimungstyp für welche Art den natürlichen Bedingungen entspricht. WESTERN (1937) versuchte die natürlichen Gegebenheiten nachzuahmen, indem er die für U. avenae charakteristische, modifizierte Blüteninfektion an Haferährchen durchführte und die Keimung auf dem Wirt untersuchte. Das Keimungsbild entspricht der Keimung auf nährstoffarmem Medium, d.h. einer Keimung ohne Sporidien und mit Ausbildung von Fusionsbrücken zwischen den Promyzelzellen.

d) Ultrastruktur der Sporen und der Sporenkeimung

Über die Ultrastruktur der Sporen und der Sporenkeimung der Getreidebrände findet man in der Literatur im Vergleich zur Gesamtzahl der Veröffentlichungen nur wenig Informationen. Die ersten Versuche, mit Hilfe von Sporendirektabbildungen bzw. Oberflächenabdrücken im TEM mehr Information als durch das LM zu erhalten, sind nicht sehr überzeugend (HILLE & BRANDES 1957, SAVULESCU et al. 1964, 1969, DUMITRAS et al. 1970). Erheblich mehr Information über den Aufbau der Sporenwand und über die Ausgestaltung des Cytoplasmas erhält man durch die Untersuchung

von Ultradünnschnitten (KHANNA et al. 1971, KHANNA & PAYAK 1971b). Die Ergebnisse über U. nuda sind jedoch nicht mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung vergleichbar, da sich die Präparationsmethoden unterscheiden. Mit der Ultrastruktur gekeimter und ungekeimter Sporidien von U. hordei beschäftigen sich KOZAR & WEIJER (1971). Die Abfolge cytologischer Veränderungen ungekeimter Sporen von U. hordei bis zu deren Quellung unmittelbar vor der Keimung werden von ROBB (1972) dargestellt. Im selben Jahr beschreibt sie die Septenbildung im Promyzel von U. hordei (ROBB 1972a). Die Darstellung von Sporenoberflächen der Getreidebrände im REM wurde bisher von nur wenigen Mykologen vorgenommen (ZOGG & SCHWINN 1971: U. hordei, U. nuda; NILSSON 1983: U. avenae).

Schlußfolgerungen

Aus dem Literaturüberblick und den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit ist ersichtlich, daß sich durch die Untersuchungen mit Hilfe des TEMs und REMs detaillierte Merkmale für den Vergleich einzelner Arten ergeben. Ultradünnschnitte von Sporen und die Darstellung der Sporen im REM sollten in Zukunft zu jeder Untersuchung eines Brandpilzes gehören, denn die Erkennung des Brandpilzes durch den Mykologen wird zuallererst anhand der Sporen als einem wichtigen Entwicklungsstadium vorgenommen.

4.2.5. Schlußfolgerungen für diese Gruppe

Vergleicht man noch einmal die dargestellten Auffassungen in der Literatur mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, so lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

- Zwischen den untersuchten Arten dieser Gruppe besteht eine äußerst enge Verwandtschaft.
- Bis auf die Wirtspflanzen sind U. hordei und U. kolleri, was Sporenmorphologie, Sporenkeimung und Befallsbild anbetrifft (LM, TEM, REM), identisch.
- U. avenae und U. nuda sind im Befallsbild und in der Sporenmorphologie gleich, unterscheiden sich jedoch in den Wirtspflanzen und dem Keimungsbild.

- U. avenae und U. perennans befallen unterschiedliche Wirtspflanzen, die Sporenmorphologie sowie das Keimungsbild sind gleich.
- Sporenmaße und Schichtung der Sporenwand bei Darstellung im TEM sind bei allen Arten identisch.

Die aufgezeigten Ergebnisse könnten zum Ausgangspunkt einer Zusammenlegung von Arten im Sinne von FISCHER (1943) genommen werden.

4.2.6. Beschreibung der Typusart für die Gattung Ustilago: U. hordei

Da U. hordei als Typusart für die Gattung Ustilago angesehen werden muß, sollen hier noch einmal die charakteristischen Merkmale für diese Art zusammengestellt werden.

U. hordei (Pers.) Lagerheim

Mitt. d. Bad. Bot. Ver. 70, 1889

auf Hordeum vulgare L.

Sporenmasse auch nach der Reife des Korns von den Deckspelzen eingeschlossen (Hartbrand!), erst beim Dreschen werden die Sporen verbreitet.
Sporen hellbraun, Ø 5-7 µm, mit einseitig verdickter Sporenwand, Oberfläche glatt.
Keimung auf MYP-Agar mit drei- bis vierzelligem Promyzel, seitlicher und endständiger Sporidienbildung auf einem kurzen Halsstück.
Sporenwand im TEM aus vier Schichten aufgebaut, bei der Keimung Ausstülpung innerer Schichten an der dünneren Sporenwandseite, Sporidien vermehren sich hefeartig mit kragenförmigem Aufreißen der äußeren Wandschichten (TEM).

4.3. Der Maisbeulenbrand

4.3.1. Sonderstellung innerhalb der Gattung Ustilago

Der Maisbeulenbrand nimmt schon allein wegen des Befallsbildes eine Sonderstellung unter den Ustilago-Arten ein. Durch den systemischen Befall unterscheidet er sich deutlich von den Arten, die ihre Sporenlager organspezifisch ausbilden. Betrachtet man den Aufbau der Sporenwand OsO_4-fixierter Sporen im TEM, so zeigen sich ebenfalls Merkmale, die sich von den anderen Ustilago-Arten abheben (Abb. 71). Vor allem der Aufbau der Schicht W2 ist für U. maydis charakteristisch. Bei anderen Arten finden sich keine derartigen Strukturen.

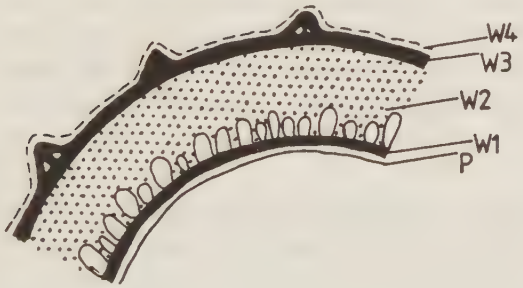


Abb. 71: Schema des Sporenwandaufbaus von U. maydis

Die ultrastrukturellen Merkmale der Sporenkeimung, durch die Ausstülpung innerer Wandschichten und dabei fransigem Aufreißen der äußeren Schichten charakterisiert, sind mit denen der übrigen Arten vergleichbar. Typisch für U. maydis ist die Ausbuchtung des Cytoplasmas genau gegenüber dem auswachsenden Promyzel. Dieses Phänomen wird auch von RAMBERG & MCLAUGHLIN (1980) beschrieben. Ebenso konnte die Zone gesehen werden, an der das Promyzel abbricht (fragmentation zone bei RAMBERG & MCLAUGHLIN 1980).

4.3.2. Literatur

a) Sonderstellung

Die Sonderstellung des Maisbeulenbrandes innerhalb der Gattung Ustilago kommt auch beim Studium der Literatur deutlich zum Ausdruck. BREFELD (1883, 1895, 1900, 1905, 1912) weist immer wieder auf die von ihm im Versuch mehrfach nachvollzogene besondere Art der Infektion beim Maisbeulenbrand hin, die, charakterisiert durch Brandbeulenbildung an den Orten der Infektion auch an älteren Maispflanzen, sich deutlich von der Keimlingsinfektion anderer Ustilago-Arten unterscheidet. Aber auch wegen des Befallsbildes mit einer charakteristischen Hyphe hülle schlägt er vor, diese Art in die Gattung Mycosarcoma Bref zu stellen.

U. maydis unterscheidet sich von zahlreichen anderen Ustilago-Arten auch dadurch, daß bei Keimungsstudien die Sporidien nicht kopulieren (RAWITSCHER 1912, HANNA 1929, ZAMBETTAKIS 1973). Dagegen kann BOWMAN (1946) Sporidienfusionen in einem Medium mit extrem niedriger Nährstoffkonzentration beobachten.

Betrachtet man den Gesamtentwicklungszyklus von U. maydis, so überwiegt die Haplophase, während die Dikaryophase nur äußerst kurz ist (RAWITSCHER 1912). Das dikaryotische Myzel entsteht durch Fusion zweier Keimschläuche, die von Sporidien unterschiedlichen Geschlechts stammen (HANNA 1929 Abstract). CHRISTENSEN (1931) stellt fest, daß U. maydis heterothallisch ist, jedoch auch ein geringer Prozentsatz von Einsporkulturen schon pathogen sein kann und Brandbefall hervorruft. Im Gegensatz zu den bipolar sexuellen Getreidebränden ist U. maydis multipolar sexuell (BAUCH 1934).

Eine Sonderstellung nimmt U. maydis ebenso in den Untersuchunge von NIELSEN (1966) ein. Er stellt eine Veränderung des Keimungs typs von Sporidien- zu Myzelkeimung bei U. kolleri, U. avenae, U. nigra und U. hordei fest. Diese Veränderung wird durch eine

flüchtige Substanz nicht geklärter Herkunft hervorgerufen. Vergleichbare Veränderungen werden auch durch Anwendung von Imidazol erreicht. U. maydis ist die einzige Art, die auf all dies nicht anspricht, und unter allen Bedingungen mit Sporidien keimt.

Unterschiede in der LAP-Aktivität (Leucinaminopeptidase) lassen eine Einteilung in drei Gruppen zu: Die Getreide- und Grasbrände, die Arten auf Nichtgräsern und U. maydis (BRADFORD et al. 1975). Auch in den Untersuchungen NEBELS (1979) unterscheidet sich U. maydis von U. scabiosae und U. pustulata in Bezug auf das Auftreten von Schnallenbögen.

b) Ultrastruktur der Sporen und der Sporenkeimung

Eine grundlegende Arbeit über die Promyzelentwicklung und Sporidienbildung von U. maydis erschien 1980 von RAMBERG & MCLAUGHLIN. Durch die Herstellung von Serienschnitten konnten 20 nm große Poren in den Promyzelsepten beschrieben werden. Die Keimung und Infektion von U. maydis wird von MILLS & KOTZE (1981) mit Hilfe des REMs beschrieben. ZOGG & SCHWINN (1971) stellen die Sporenoberfläche im LM und REM dar.

4.3.3. Schlußfolgerungen

Die Ergebnisse über U. maydis bestätigen die Merkmale, die aus der Literatur bekannt sind. Auf dem feinstrukturellen Bereich konnte zusätzlich der Aufbau der Sporenwand exakt dargestellt werden. Zusammen mit den detaillierten Erkenntnissen aus neuerer Zeit (NEBEL 1979, RAMBERG & MCLAUGHLIN 1980, MILLS & KOTZE 1981) aber auch denen aus früherer Zeit (BREFELD 1883, 1895, 1900, 1905, 1912) kann die isolierte Stellung dieser Art innerhalb der Gattung Ustilago nur unterstrichen werden.

4.4. Der Streifenbrand U. longissima

4.4.1. Befall und Sporenoberfläche

Durch den streifenförmigen Befall auf den Blättern hebt sich U. longissima von den übrigen untersuchten Arten ab. Zusätzlich sind die Sporen auffallend klein. Dies ist wohl auch der Grund dafür, daß sie in früherer Zeit oft als glatt beschrieben wurden (FISCHER VON WALDHEIM 1869, BUBAK 1916, WANG 1934). Selbst ZUNDEL (1953) und LINDEBERG (1959) bezeichnen die Oberfläche als glatt oder schwach granuliert. HILLE & BRANDES (1957) können durch elektronenmikroskopische Untersuchungen eindeutig die Bestachelung der Oberfläche bestätigen. Die Darstellung der Sporen im REM im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen zeigt ebenso deutlich die warzige Oberfläche.

4.4.2. Keimung

Auch das Keimungsbild hebt sich von den anderen Arten ab. BREFELD (1883) beschreibt die Keimung mit der sukzessiven Bildung von Sporidien an einem kurzen Promyzel, die zu drei- bis vierzelligen Gebilden, "den Fruchtträgern", heranwachsen. Aufgrund dieses Keimungstyps stellt er U. longissima in die Untergattung Proustilago (BREFELD 1895). BAUCH (1923) bestätigt die Ergebnisse BREFELDS und zeigt, daß die Fruchtträger nicht den Promyzelien homolog sind, sondern daß die Reduktionsteilung in der diploiden Spore stattfindet und in die erste und zweite Sporidie je zwei Kerne auswandern, in die weiteren nur einer. HÜTTIG (1931) bezeichnet diesen Keimungstyp als den longissima-Typ. WANG (1934) wendet sich gegen die Ergebnisse BAUCHS (1923) und stellt fest, daß die ersten beiden Sporidien je nur einen Kern besitzen. ZAMBETTAKIS (1973) gibt für U. longissima ein vier- bis zwölfzelliges Promyzel an. Die Ergebnisse der Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit zeigen, daß entweder auf einem kurzen Promyzelstück längliche Sporidien abgeschnürt oder daß direkt aus der Spore zwei- bis dreizellige Promyzelien gebildet werden. Die Kernzahl pro Zelle ist nicht einheitlich und bewegt sich zwischen eins und drei.

4.4.3. Ultrastruktur

Die Darstellung gekeimter Sporen im TEM bestätigt die Aussage über die Kernverhältnisse, die mit Hilfe der Giemsa-Färbung getroffen werden konnte. Der Aufbau der Sporenwand, wie er für U. longissima typisch ist, wird in Abb. 72 schematisch dargestellt.

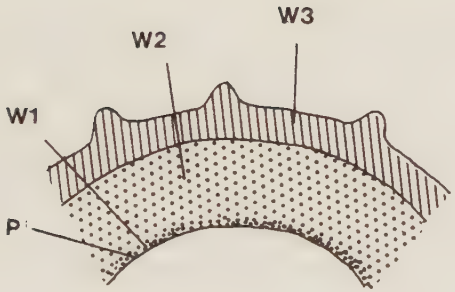


Abb. 72: Schema des Sporenwandaufbaus von U. longissima

4.4.4. Schlußfolgerungen

U. longissima nimmt unter den untersuchten Ustilago-Arten in jeder Hinsicht eine Sonderstellung ein. In weiterführenden Untersuchungen sollte dieser Pilz vor allem in Bezug auf Kernteilungsverhältnisse noch genauer analysiert werden.

4.5. Brandpilze auf Polygonaceen

4.5.1. Unterschied Sphacelotheca - Ustilago

Da zwei Aufsammlungen der Gattung Sphacelotheca für die Untersuchungen zur Verfügung standen und sich deutliche Unterschiede zu den Ustilago-Arten ergaben, soll anhand der gewonnen Erkenntnisse das Problem der Eigenständigkeit dieser Gattung diskutiert werden. Die Unterschiede zeigen sich im Befallsbild und in der Sporenmorphologie. Die Sporenmasse ist selbst bei Reife noch stark verklebt. Im Blütenlängsschnitt wird der zentrale, aus hellen, rundlichen, vom Pilz gebildeten Zellen bestehende Bereich erkennbar (Columella in Abb. 38b). Längsschnitte befallener Blüten von Ustilago-Arten auf Polygonaceen (z.B. U. reticulata, U. vinosa) sind dadurch gekennzeichnet, daß bereits bei der Herstellung des Längsschnittes die pulvrig lockere Sporenmasse auseinanderbricht. Die Sporen sind alle vom selben Reifegrad, es sind keine ungefärbten, sterilen Zellen zu finden. Ein zweiter, klarer Unterschied zu Ustilago-Arten besteht in den Sporenanhängseln, die bereits im lichtmikroskopischen Präparat gut zu erkennen sind und nur bei den beiden Aufsammlungen der Gattung Sphacelotheca und bei keiner der Ustilago-Arten gefunden werden konnte. Auch der feinstrukturelle Aufbau der Sporenwand hebt sich durch die beschriebene Schichtung von dem der anderen Arten ab (Abb. 73).

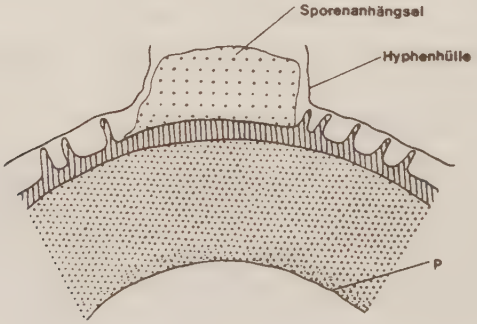


Abb. 73: Schema des Sporenwandaufbaus von Sphacelotheca hydropipe

4.5.2. Die Gattung Sphacelotheca in der Literatur

a) Eigenständigkeit

1884 beschreibt DE BARY die Gattung Sphacelotheca für einen auf Polygonum hydropiper vorkommenden Brandpilz. Kriterien für die Aufstellung dieser neuen Gattung sind für ihn ein scharf differenzierter Sporenbehälter, dessen Wand aus runden, sporenähnlichen, lockeren, farblosen Zellen besteht. In der Mitte des Sporenbehälters befindet sich ein genau wie die Wand aufgebauter, zentraler Zylinder, den er als Columella bezeichnet. Die Sporenanhängsel werden von ihm nicht beschrieben. Die von DE BARY genannten Gattungsscharakteristika werden von manchen Autoren anerkannt, von anderen dagegen als nicht ausreichend für die Aufstellung einer neuen Gattung angesehen.

SCHROETER (1889) erkennt die Gattung Sphacelotheca an. Nach seinen Angaben differenziert sich das Gewebe der sporenbildenden Hyphen in eine feste, äußere Wand und eine ebenfalls feste, mittelständige Säule (Columella). Beide sind farblos und bestehen aus sterilen Pilzelementen. BREFELD (1895) beschreibt das Befallsbild von Sphacelotheca hydropiperis in der gleichen Weise und rechtfertigt die Aufstellung der neuen Gattung. Ähnliche Angaben über das Befallsbild sind bei DIETEL (1897) zu finden. Er charakterisiert die vom Pilz selbst entwickelte Hülle, die aus lose vereinigten, rundlichen Zellen mit farbloser Membran und wenig Inhalt besteht, als sterile Sporenanlagen; ebenso sei die sterile Columella beschaffen. Die Hüllbildungen, wie sie für Sphacelotheca hydropiperis zutreffen, genügen ihm jedoch nicht für die Rechtfertigung einer eigenen Gattung.

SCHELLENBERG (1907, 1911) akzeptiert die Gattung in vollem Umfang und stellt zudem den in den Brutknospen von Polygonum viviparum auftretenden Brandpilz in diese Gattung. Für MCALPINE (1910) sind ein aus sterilen Pilzzellen bestehender Sporenbehälter, wie er nach seinen Erkenntnissen bei verschiedenen Arten anzutreffen ist, und eine zentrale Columella keine ausreichende Unterscheidungsmerkmale zur Aufstellung einer neuen Gattung, da

eine Differenzierung in gefärbte fertile und farblose sterile Zellen seiner Ansicht nach bei Arten anderer Gattungen ebenso vorhanden ist. BUBAK (1916) stellt das Befallsbild von Sphacelotheca hydropiperis genau dar. Während er die Hülle um die Sporenmasse als Myzelhülle anspricht, ist er sich nicht im Klaren darüber, ob die Columella aus Wirtsgewebe gebildet ist.

LIRO (1924), der sich eingehend mit der Gattung Sphacelotheca beschäftigt, weist als erster auf warzenförmige Hyphenfragmente an den reifen Sporen hin, die den Sporenanhängseln der hier untersuchten Arten entsprechen. Diese Hyphenfragmente sieht er als Beweis für die Sporenentstehung, die zunächst in Ketten durch Hyphenbrücken verbunden sind und erst durch das Durchritzen der Scheidewand getrennt werden (s. Abb. 40 dieser Arbeit). Die sterile Hüllschicht aus sporenähnlichen Zellen faßt er ebenso wie die Columella als steril gebliebene Sporen auf. Neben Polygonum hydropiper gibt er für Sphacelotheca hydropiperis P. foliosum, P. minus, P. persicaria und P. tomentosum als Wirtspflanzen an, was er durch Infektionsversuche beweist. Typisch für Sphacelotheca hydropiperis ist, daß oft nur eine oder wenige Blüten einer Pflanze befallen sind (DIETEL 1928, LIRO 1924), was auch im Rahmen dieser Arbeit bestätigt werden konnte.

ZUNDEL (1953) erkennt die Gattung Sphacelotheca an, wobei er ebenfalls den auf Polygonum viviparum vorkommenden Pilz sowie zahlreiche Poaceenbrände in diese Gattung stellt. Dagegen faßt SAVILE (1953) sämtliche auf Polygonaceen auftretenden Brandpilze mit warzigen Sporenoberflächen als U. bistortarum zusammen. Auch LINDEBERG (1959) erkennt die Gattung Sphacelotheca nicht an.

Die Tatsache, daß zu Sphacelotheca sowohl auf Polygonaceen als auch auf Poaceen vorkommende Brandpilze gezählt werden, wird von LANGDON & FULLERTON (1978) genauer untersucht. Sie

kommen zu dem Ergebnis, daß die Sporen in Ketten gebildet werden und durch das Auftreten der Hyphenfragmente (bei ihnen "disjunctors") zumindest an jungen Sporen gekennzeichnet sind. Die Ausbildung einer Peridie, die Columella, sowie die Sporenentstehung sind für sie Kriterien für die Aufrechterhaltung der Gattung Sphacelotheca für die auf Polygonum vorkommenden Brandpilze mit diesen Merkmalen. Die Sphacelotheca-Arten auf Poaceen weisen dagegen erhebliche Unterschiede zu den Polygonaceenbränden auf, so daß diese eigentlich nicht in dieselbe Gattung gehören und manche zu Sporisorium zu stellen sind.

b) Keimung

Die Keimung von Sphacelotheca hydropiperis wird nur von wenigen Autoren beschrieben. BOSS (1927) kann mit seiner Beobachtung, daß die Sporidien von Sphacelotheca hydropiperis auf Polygonum hydropiper nicht kopulieren, BREFELD (1895) bestätigen, jedoch nicht ROSTRUP (1890). Die Keimungsstudien mit der Aufsammlung von Sphacelotheca hydropiperis auf P. persicaria im Rahmen dieser Arbeit ergaben Sporidienkopulationen. Es muß dabei berücksichtigt werden, daß sich die Sporenoberfläche der untersuchten Aufsammlung von der auf P. hydropiper vorkommenden Sphacelotheca-Art unterscheidet. DURAN & SAFEEULLA (1968) erhalten für eine auf P. sp. angegebene Aufsammlung auf Nähragar dicke Promyzelien, an denen die Sporidien rund um die Septen angeordnet sind. ZAMBETTAKIS (1973) bildet Keimungsstadien einer Sphacelotheca hydropiperis mit zwei bis vier Septen und reichlich Sporidien ab, erwähnt aber nicht, von welcher Wirtspflanze seine Aufsammlungen stammen.

c) Ultrastruktur

Man findet grundsätzlich nur wenige REM- und TEM-Aufnahmen von Sporen in der Literatur. Nach DURRIEU & RAJERIARISON (1968) ist das Aussehen der Sporenoberfläche von Sphacelotheca (bei ihnen Ustilago) hydropiperis mit den teilweise verlaufenden Warzen auf einer höheren Evolutionsstufe anzusiedeln als der einfache Warzentyp von U. inflorescentiae (bei ihnen ustila-

ginea). ZOGG & SCHWINN (1971) bilden Sporen von Sphacelotheca hydropiperis mit Hilfe des REMs ab, gehen dabei aber nicht auf eventuell vorhandene Sporenanhängsel ein. REM-Aufnahmen von Sphacelotheca-Arten auf Poaceen findet man bei SCHOLZ (1981). Diese Sporen sind in keiner Weise mit den auf Polygonaceen vorkommenden Sporen vergleichbar. Hyphenreste in Form von Anhängseln sind niemals vorhanden.

4.5.3. Schlußfolgerungen

Die gewonnenen Erkenntnisse dieser Arbeit anhand von zwei Aufsammlungen der Gattung Sphacelotheca mit der klebenden Sporenmasse, den sterilen Elementen in Form einer Columella und den typischen, bei allen Sporen sichtbaren Sporenanhängseln können nur die Eigenständigkeit dieser Gattung unterstreichen. Die Kriterien, die DE BARY (1884) zur Aufstellung dieser Gattung anführte, können damit bestätigt werden. Zusätzlich müssen jedoch auch die Sporenanhängsel als Gattungscharakteristikum mit angeführt werden (LIRO 1924). Somit gehören die beiden im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Aufsammlungen auf P. persicaria und P. mite eindeutig in die Gattung Sphacelotheca. Die Sporenoberfläche und der Durchmesser der Sporen weisen gewisse Unterschiede auf, so daß die Zusammengehörigkeit in ein und derselben Art in Frage gestellt ist. Die Untersuchung des Keimungsbildes war nur von einer Art möglich, deshalb soll eine endgültige Entscheidung hier noch nicht gefällt werden. Es ist durchaus denkbar, daß die Variationsbreite in der Ausgestaltung der Warzen von teilweise ineinanderlaufenden bis hin zu netzförmig verlaufenden Warzen reicht. Es könnte sich um geographische Rassen handeln, da die Merkmale des Sporenwandaufbaus (TEM) und das Befallsbild für eine enge Zusammengehörigkeit sprechen.

4.5.4. U. reticulata

a) Eigenständigkeit

U. reticulata wurde von LIRO (1924) zum ersten Mal als eigene Art beschrieben. Charakteristisch sind die bereits im LM er-

kennbaren, über 2 µm weiten Maschen, ein Merkmal, das zur Abspaltung von der alten Sammelspezies U. utriculosa führte.

b) Keimung

Die Keimung erfolgte im Rahmen eigener Untersuchungen nur unter besonderen Licht- und Temperaturverhältnissen. Auffallend waren die zum Teil schon am Promyzel kopulierenden Sporidien, die in Kultur nicht in der Lage waren, hefeartig weiterzusprossen. Vergleichbare Ergebnisse über die Keimung von U. reticulata in der Literatur fehlen fast vollständig, da sich die meisten Beschreibungen auf die alte Sammelspezies U. utriculosa beziehen und oft nicht ersichtlich ist, um welche Art es sich genau handelt (SCHROETER 1889, PLOWRIGHT 1889, BREFELD 1895). In seinem biologischen Abschnitt beschreibt LIRO (1924) die Keimung mit einem "58-70 µm langen und 6-8 µm dicken Promyzel, die 6-10 µm lange und 3 µm dicke Konidien erzeugen". Diese kopulieren häufig, was mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit in Einklang steht.

c) Ultrastruktur

Die Eigenständigkeit dieser Art wird auch durch die raster- und transmissionselektronenmikroskopischen Befunde bestätigt. Typisch sind die Alveolen innerhalb der Netzleisten (siehe auch SCHWINN 1969, ZOGG & SCHWINN 1971), die von derselben Sporenwandschicht wie die Netzleisten ausgebildet werden, was in Abb. 74 noch einmal verdeutlicht wird.

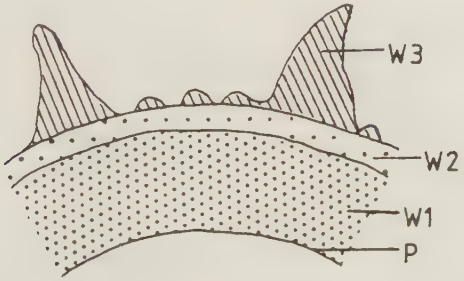


Abb. 74: Schema des Sporenwandaufbaus von U. reticulata

4.5.5. Schlußfolgerungen

Die bisher noch nicht bekannten Merkmale wie die Keimung der Brandsporen und der feinstrukturelle Aufbau der Sporenwand, die sich von den anderen Arten deutlich unterscheiden, unterstreichen die Eigenständigkeit dieser Art im Sinne von LIRO (1924).

4.5.6. U. bistortarum

a) Eigenständigkeit

Durch das typische Befallsbild auf den Blättern nimmt U. bistortarum eine Sonderstellung innerhalb der Brandpilze auf Vertretern der Poygonaceen ein.

b) Ultrastruktur

Aufgrund der Struktur der Sporenoberfläche im REM muß der Brandpilz auf P. bistorta von dem ebenfalls auf den Blättern von P. viviparum auftretenden Brandpilz unterschieden werden (POHL 1980). Letzterer ist als U. inflorescentiae zu bezeichnen. Bei den von GRAND & MOORE (1970) im REM abgebildeten Sporen handelt es sich wahrscheinlich um U. inflorescentiae. Leider fehlen die Angaben über die Wirtspflanze.

Der ultrastrukturelle Aufbau der Sporenwand ist in Abb. 75 schematisch dargestellt. Dieser Wandtyp ist für U. bistortarum charakteristisch.

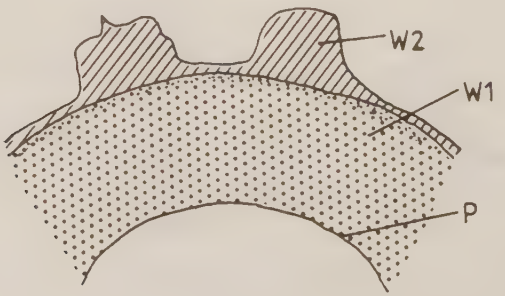


Abb. 75: Schema des Sporenwandaufbaus von U. bistortarum

c) Keimung

Wie aus dem Ergebnisteil ersichtlich, blieben sämtliche Keimungsversuche ohne Erfolg. Aber auch in der Literatur findet man nur selten Beschreibungen des Keimungsbildes von U. bistortarum. SCHROETER (1877), der sowohl reife, frische Sporen, als auch Sporen nach Überwinterung für seine Versuche benutzte, konnte keine Keimungen beobachten. LIRO (1924), der selber ebenso erfolglos blieb, verweist auf ESSMON (1893). BREFELDS (1895) Beschreibungen über Keimungserfolge nach einem Jahr Lagerung der Sporen, die auch von SCHELLENBERG (1911) übernommen werden, akzeptiert LIRO (1924) nicht, da die Sporenoberflächen in BREFELDS Beschreibungen Netzleisten aufweisen, die von U. bistortarum dagegen Warzen besitzen. So ist in der Literatur keine zuverlässige Angabe über die Keimung dieser Art zu finden. Die Tatsache, daß die Sporen nur äußerst schwierig bzw. gar nicht keimen, kann als Charakteristikum für diese Art gewertet werden.

4.5.7. Schlußfolgerungen

Die dargestellten Merkmale wie das Befallsbild, die Sporenoberfläche und der feinstrukturelle Aufbau der Sporenwand umgrenzen U. bistortarum gut als eigene Art.

4.5.8. U. inflorescentiae

a) Zugehörigkeit zu Ustilago

SCHELLENBERG (1907) und MAIRE (1907a) stellen diese Art in die Gattung Sphacelotheca aufgrund einer vorhandenen Hyphenhülle. Die für Sphacelotheca beschriebene zentrale Columella ist für beide nur ein sekundäres Merkmal. So beobachtet MAIRE (1907a) bei seinen Aufsammlungen dieser Art anstelle einer zentralen Columella oft drei bis fünf säulenartige Gebilde, die einer gemeinsamen Basis entspringen und sich an der Spitze der Brutknospe vereinigen. LIRO (1924) kann keine Columella finden, er beschreibt vier bis sechs Gefäßbündel, die nach der Zerstörung der Brutknospe stehen bleiben. Ebenso sieht er keine Hyphenfragmente an den Sporen. Reste von den Gefäßbündeln,

die bei Sporenreife in den Brutknospen stehen bleiben, konnten im Rahmen dieser Arbeit ebenfalls gesehen werden. ZUNDEL (1953) stellt diese Art auch in die Gattung Sphacelotheca. Die Auffassung, wie sie von LIRO vertreten wird, kann nur unterstützt werden, da für die Gattung Sphacelotheca 1) eine Hülle aus sterilen Zellen um die verklebte Sporenmasse, 2) eine Columella aus sterilen Zellen und 3) Hyphenfragmente an den Sporen typisch sind. Der auf P. viviparum auftretende Brandpilz besitzt Sporen, die dicht mit Warzen besetzt sind und an denen niemals die Anhängsel beobachtet werden konnten. Er muß deshalb als U. inflorescentiae bezeichnet werden.

b) Ultrastruktur und Keimung

Bisher ist nur sehr wenig über diese Art bekannt. DURRIEU & RAJERIARISON (1968) beschreiben die Sporenoberfläche mit Hilfe des EMs. Typisch für diese Art ist das Auseinanderbrechen der Promyzelzellen, die sich dabei abrunden und dann von Sporidienzellen nicht zu unterscheiden sind. Dies könnte im Sinne von BAUER (1983) gedeutet werden, der die Basidienzellen (=Promyzelzellen) der Ustilaginales als Primärhefen determiniert sieht, wobei die Basidiosporen (=Sporidien) durch Hefeknospung entstehen. Daß bei U. inflorescentiae die Promyzelzellen auseinanderfallen, unterstreicht nur ihren Charakter als Primärhefezelle. Zudem erfolgt die Sporidiensprossung nach dem allgemeinen Prinzip der Hefesprossung bei Basidiomyceten mit dem im TEM erkennbaren fransigen Aufreißen der Zellwand.

Der Aufbau der Sporenwand ist in Abb. 76 schematisch dargestellt. Die unterschiedliche Dicke dieser Wandschichten bei ungekeimten und in Keimung begriffenen Sporen hängt sicherlich unter anderem mit dem Grad der Quellung zusammen, der bei Sporen, die kurz vor dem Auskeimen stehen, erhöht ist. Die Sporen vergrößern sich dabei, was mit einer Dehnung der Sporenwand verbunden ist.

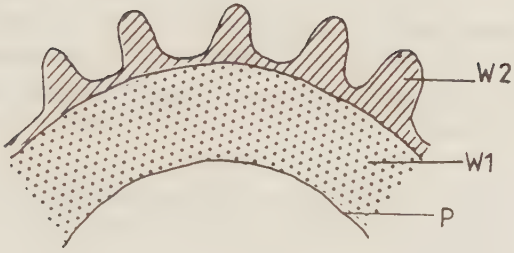


Abb. 76: Schema des Sporenwandaufbaus von U. inflorescentiae

c) Unterschiede der beiden untersuchten Aufsammlungen

Obwohl das Bauprinzip der Sporenwand und die rasterelektronenmikroskopischen Ergebnisse bezüglich der Sporenoberfläche identisch sind, zeigen sich zwischen der Aufsammlung aus den Alpen und der aus Grönland Unterschiede in Sporengröße und Sporenfarbe. Diese könnten mit der unterschiedlichen geographischen Herkunft zusammenhängen.

4.5.9. Schlußfolgerungen

Die bisher noch nicht bekannten Merkmale der Sporenmorphologie und der Sporenkeimung konnten anhand eigener Untersuchungen im LM und TEM erstmals dargestellt werden und lassen an der Eigenständigkeit dieser Art keinen Zweifel.

4.5.10. U. vinosa

U. vinosa zeigt, was die Sporengröße und die Sporenoberfläche im REM betrifft, keine Gemeinsamkeiten mit den übrigen unter-

suchten Polygonaceen-Bränden. Daß U. vinosa dennoch mit manchen netzsporigen Ustilago-Arten, die auf Polygonum vorkommen, nahe verwandt ist (LIRO 1924), mag durchaus zutreffen. Die in Frage kommenden Arten wurden in dieser Arbeit jedoch nicht untersucht. Die Keimung, wie sie BREFELD (1895) beschreibt, entspricht den Ergebnissen dieser Arbeit. Andere Autoren beziehen sich in der Darstellung des Keimungsbildes auf BREFELD und beschreiben diese Art nur kurz (SCHELLENBERG 1911, ZUNDEL 1953, SAVILE 1953, LINDEBERG 1959).

4.5.11. Schlußfolgerungen für die Brandpilze auf Polygonaceae

Aus Tabelle 2 sowie aus dem oben Gesagten wird deutlich, daß innerhalb dieser engen Wirtspflanzenverwandtschaft zahlreiche in Befall, Sporenmorphologie und Sporenkeimung (LM, TEM, REM) unterschiedliche Arten auftreten.

4.6. Brandpilze auf Caryophyllaceen

4.6.1. U. violacea

a) Keimung

Auffallend bei den Untersuchungen dieser Arbeit ist das Auftreten von Kopulationsbrücken zwischen Promyzelzellen nach der Art, wie sie sonst bei U. nuda vorkommen. Dieses Phänomen konnte sowohl lichtmikroskopisch als auch transmissionselektronenmikroskopisch beobachtet werden. Es war nicht festzustellen, welche äußeren Bedingungen das Entstehen solcher Kopulationsbrücken begünstigten, da sie in allen Versuchsansätzen auftraten. Dieses Merkmal wird von verschiedenen Mykologen auch in der Literatur erwähnt. Schon FISCHER VON WALDHEIM (1869) stellt diese Kopulationsbrücken für den auf Dianthus carthusianorum vorkommenden Antherenbrand dar. Weniger häufig beobachtet er die "Höckerbildungen" beim Antherenbrand auf Saponaria officinalis. Für diesen Parasiten beschreibt er eine "häufigere Auskeimung der Promycelien mit Keimfäden". Die von ihm abgebildeten Stadien sind mit denen dieser Arbeit vergleichbar. SCHROETER (1877) weist ebenfalls auf die Ausbildung von Kopulationen zwischen Promyzelzellen hin und es scheint für alle seine untersuchten Wirtspflanzen typisch zu sein. Auch BREFELD (1883) und HARPER (1899) berichten von Anastomosen zwischen Sporidien- oder Promyzelzellen. KNIEP (1919) nennt die Kopulationen zwischen den Promyzelzellen Hufeisenkopulationen nach Art von U. nuda. GOLDSCHMIDT (1928) stellt fest, daß die Keimung von von U. violacea auf Saponaria ocymoides die Hyphenbildung mit der Form auf Saponaria officinalis gemeinsam hat. Eine Abbildung zeigt Keimungsstadien, die mit eigenen Ergebnissen vergleichbar sind. HÜTTIG (1931) erhält bei 25° C teilweise Keimungsstadien nach dem "nuda-Typ". DEML & OBERWINKLER (1982) stellen U. violacea unter anderem aufgrund des Keimungsverhaltens in die neue Gattung Microbotryum. Kopulationsbrücken und auswachsende Hyphen, wie sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit auch in giemsagefärbten Präparaten auftraten, wurden von ihnen nicht beobachtet.

b) Ultrastruktur und Kernverhalten

Der feinstrukturelle Bau der Sporenwand ist für diese Art charakteristisch und in Abb. 77 schematisch dargestellt.

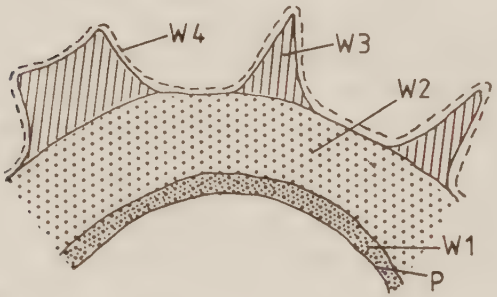


Abb. 77: Schema des Sporenwandaufbaus von U. violacea

Das mit Hilfe des LMs häufig sichtbare direkt aus der Spore auswachsende sporidienähnliche Gebilde - und zwar nach erfolgter Promyzelbildung - kann auch im TEM dargestellt werden (Abb. 59b). Da zu erkennen ist, daß die Spore in diesem Entwicklungsstadium noch von Cytoplasma erfüllt ist, lassen sich Schlüsse auf das Kernverhalten bei der Keimung ziehen. HARPER (1899) beschreibt die Vorgänge der Kernteilung wie folgt: Der Kern teilt sich in der Spore, ein Tochterkern wandert in das Promyzel und teilt sich dort noch einmal. Nach Einziehen eines Septums teilt sich der eine Kern noch ein weiteres Mal, der andere nicht; dadurch entsteht das dreizellige Promyzel. Das Verbleiben des einen Kerns in der Mutterspore erklärt die Herkunft des Kerns in dem sporidienähnlichen Auswuchs, der direkt aus der Mutterspore entstenen kann. DEML & OBERWINKLER (1982) dagegen sind der Auffassung, daß der Kern der Spore in das Promyzel wandert und sich dort teilt. Die Herkunft des Kerns in dem oben beschriebenen Auswuchs ist dadurch nicht geklärt.

4.6.2. U. violaceo-irregularis

a) Eigenständigkeit

Aufgrund der warzigen Sporenoberfläche wurde dieser Pilz von BRANDENBURGER & SCHWINN (1971) als eigene Art beschrieben. Unterschiede zu U. violacea ergeben sich nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit auch in der Sporengröße.

b) Keimung

Das Keimungsbild weist zu dem von U. violacea einige Unterschiede auf. Die Keimung erfolgt mit einem drei-, manchmal vierzelligen Promyzel; es konnten jedoch keine Kopulationsbrücken beobachtet werden. Ebenso lösen sich die erheblich größeren Promyzelien nicht so leicht von der Mutterspore wie die von U. violacea. Zu vergleichbaren Ergebnissen kommt THOMAS (1982).

c) Ultrastruktur

Der Aufbau der Sporenwand entspricht dem von U. violacea (Abb. 77). Dadurch wird die enge Zusammengehörigkeit dieser beiden Arten bekräftigt.

4.6.3. Schlußfolgerungen für die Brandpilze auf Caryophyllaceae

Die oben erwähnten charakteristischen Merkmale wie das Befallsbild, das Keimungsbild und der Aufbau der Sporenwand (TEM) unterstreichen die gesonderte Stellung dieser Brandpilzgruppe innerhalb der Ustilago-Arten.

4.7. Die Antherenbrände der Dipsacaceae und Lamiaceae

a) Befallsbilder, Sporenmorphologie (LM, TEM, REM)

Wie aus der vergleichenden Tabelle 4 ersichtlich, ist allen Arten der streng auf die Antheren lokalisierte Befall gemeinsam. Von U. scabiosae befallene Knautia arvensis-Arten sind durch die stark gewölbten Blütenköpfchen schon in einem frühen Entwicklungsstadium zu erkennen. Später geben die hellbraunen Sporenmassen der Blüte ein verschmutztes Aussehen. U. intermedia ist durch die dunkelbraunen Sporenmassen ebenfalls leicht zu erkennen. Dagegen findet man U. succisae nur unter Schwierigkeiten. Die fast weißen Sporen sind nicht leicht in den Antheren zu erkennen, da sie nicht in großen Massen angelegt werden und die befallenen Antheren nicht wie bei U. scabiosae und U. intermedia prall gefüllt sind. Befallene Individuen von Salvia pratensis sind durch die fast schwarzen Antheren ebenfalls leicht von gesunden zu unterscheiden. Deutliche Unterschiede ergeben sich auch in der Sporengröße.

Die enge Verwandtschaft zwischen U. scabiosae und U. intermedia wird durch den Aufbau der Sporenwand (Abb. 78), der bei beiden Arten gleich ist und durch die vergleichbaren Sporenoberflächen im REM verdeutlicht.

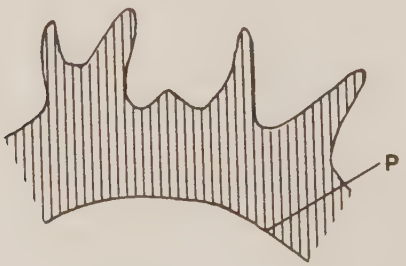


Abb. 78: Schema des Sporenwandaufbaus von U. scabiosae und U. intermedia

Die Unterschiede in Sporenfarbe und -größe sowie im Keimungsbild (s.u.) und die von SCHROETER (1877) festgestellte Tatsache, daß befallene Scabiosa-Arten in der Nähe von gesunden Knautia-Arten zu finden sind, rechtfertigen die Existenz als getrennte Arten.

Ganz anders aufgebaut ist die Sporenwand von U. succisae (Abb.79).

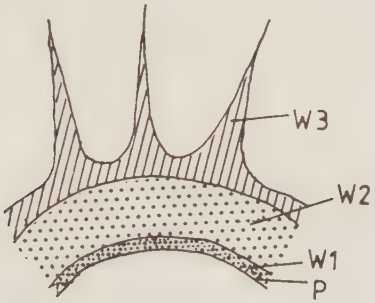


Abb. 79: Schema des Sporenwandaufbaus von U. succisae

Die hohen, schlanken Leisten werden auch im REM-Bild deutlich. Es besteht kein Zweifel, daß es sich hier um eine eigene Art handelt. Der Aufbau der Sporenwand von U. salviae konnte nicht untersucht werden, da das Material äußerst schlecht zu fixieren war. Auffallend ist der gleiche Grundbauplan des Sporennetzes bei allen vier Arten, wie es im REM zu sehen ist. Man findet überall die lappenförmig nach innen verlaufenden Auswüchse innerhalb der Leisten mit geringen Abweichungen bei den verschiedenen Arten.

b) Keimung

Unter denselben Bedingungen durchgeführte Keimungsversuche führen zu unterschiedlichen Ergebnissen. Die Keimung von

U. scabiosae ist hinlänglich bekannt (BREFELD 1883, HARPER 1899, PARAVICINI 1917, ZAMBETTAKIS 1973, SCHMITTER 1982(TEM)). U. intermedia keimt in der Weise, wie von SCHROETER (1877) in der Orginalveröffentlichung beschrieben. Typisch ist das drei- bis vierzellige Promyzel, das an den Septen etwas eingeschnürt und oft von der Spore losgelöst ist. Auffallend schlanke Sporidien am vierzelligen Promyzel kennzeichnen U. succisae. In der Erstbeschreibung von MAGNUS (1875) wird dieses Merkmal nicht erwähnt. Die Beschreibung von MAGNUS wird von SCHROETER (1877), LIRO (1924) ungeprüft übernommen. Das Keimungsbild von U. salviae mit dem vierzelligen Promyzel und den schlanken bis rundlichen Sporidien läßt sich von den drei oben beschriebenen ebenso unterscheiden.

c) Nomenklatur von U. salviae

Der zunächst von FERRARIS (1902) als U. violacea f. salviae beschriebene Antherenbrand auf Salvia pratensis wurde von KIRCHNER (1923) zu Ustilago betonicae Beck gestellt. CIFERRI (1931) beschreibt den auf Salvia pratensis vorkommenden Brand als eigene Art, U. salviae, da er Unterschiede in der Sporengröße feststellt. Da kein Untersuchungsmaterial von U. betonicae Beck auf Betonica alopecuros L. (=Stachys alopecuros L.) zur Verfügung stand, konnte der Vergleich dieser beiden Arten auch anhand von weiteren Merkmalen nicht nachvollzogen werden. Die Ustilago-Art auf Salvia pratensis wird daher vorläufig U. salviae genannt. BREFELD (1883) beschreibt die Keimung von U. betonicae auf Betonica alopecuros mit einem dreigliedrigen Promyzel; U. salviae keimt mit einem vierzelligen Promyzel.

4.8. Zum Infektionsmechanismus bei den Antherenbränden

Bei den Antherenbränden stellt sich die Frage, ob Insekten an der Übertragung der Brandsporen beteiligt sind. WERTH (1911) stellt fest, daß auch bei mit U. violacea befallenen Pflanzen regelmäßiger Insektenbesuch zu beobachten ist. Eigene Feldbeobachtungen bei erkrankten Succisa pratensis- und Salvia pratensis-Pflanzen können dies bestätigen. Daß Insekten

als wahrscheinliche Infektionsüberträger eine Rolle spielen, wird auch von BAKER (1947) und HASSAN & MAC DONALD (1971) beschrieben. Andererseits kann eine Übertragung durch Insekten nicht den alleinigen Infektionsmechanismus darstellen. So kann man beobachten, daß Knautia arvensis-Pflanzen jedes Jahr an der gleichen Stelle erneut erkranken, d.h. das Myzel muß mit der Wirtspflanze überwintern (siehe auch LIRO 1924). Befallene Individuen von Knautia arvensis, die im Rahmen dieser Arbeit über die Wintermonate in Töpfen ins Gewächshaus gestellt wurden, waren im nächsten Jahr wieder befallen, was die Vermutung von LIRO (1924) bestätigt.

4.9. Allgemeine Schlußfolgerungen aus den gewonnenen Erkenntnissen zu den untersuchten Ustilago-Arten

1) Bei den untersuchten Arten zeigt sich, daß das Wirt-Parasit-Verhältnis sehr eng ist und auf verwandten Wirtspflanzen auch verwandte Parasiten vorkommen. Bei einer Einteilung der Ustilago-Arten dürfen die Wirte deshalb nicht außer Acht gelassen werden und sollten zur primären Einteilung der Arten, so wie in dieser Arbeit vorgenommen, verwendet werden.

2) Als Merkmale, die gut zur Artunterscheidung geeignet sind, erweisen sich das Befallsbild, die Sporenfarbe, die Sporengröße, die Sporenoberfläche bei Darstellung im LM und REM sowie der feinstrukturelle Aufbau der Sporenwand.

3) Das Keimungsbild der Sporen sollte nur dann vergleichend ausgewertet werden, wenn die Versuchsbedingungen gleich waren. Dann jedoch ist es als Unterscheidungsmerkmal sehr gut geeignet.

4) Eine Aufspaltung der bisherigen Gattung Ustilago in neue Gattungen ist nicht einfach. Die Untersuchungen ergaben jedoch mit Hilfe der oben genannten Unterscheidungsmerkmale mehrere gut umgrenzte Verwandtschaftsgruppen, die als Ausgangspunkt einer Neuordnung der Gattung Ustilago genommen werden könnten.

   So konnte die Gattung Ustilago mit Hilfe der Typusart U. hordei nochmals charakterisiert werden. In sehr engem Zusammenhang mit dieser Art stehen die Getreidebrände U. avenae, U. kolleri und U. nuda sowie U. perennans.

   U. maydis unterscheidet sich in allen Merkmalen von der Gruppe um U. hordei ebenso wie von den übrigen untersuchten Arten.

   In gleicher Weise sprechen die charakteristischen Merkmale von U. longissima für eine Sonderstellung dieser Art innerhalb der Gattung Ustilago.

Als eigenständig aufgrund der nicht pulvrig zerstäubenden Sporenmasse, den Sporenanhängseln, den sterilen Pilzzellen im Zentrum der Sporenmasse und Vertretern der Gattung Polygonum als Wirtspflanzen erwies sich die Gattung Sphacelotheca.

Weitere selbstständige Gruppen stellen die übrigen Polygonaceenbrände, die Antherenbrände der Caryophyllaceae sowie die Antherenbrände der Dipsacaceae und Lamiaceae dar.

4.10. Schlußbetrachtungen

a) Ultrastruktur gekeimter Stadien

Die Sporidiensprossung erfolgt immer nach Art der Hefesprossung der Basidiomyceten durch kragenförmiges Aufreißen der lamellär strukturierten Wand. Dadurch wird die Zugehörigkeit zu den Basidiomyceten untermauert (KREGER VAN RIJ 1971, OBERWINKLER 1978).

b) Poren in Promyzelsepten

Da keine Serienschnitte angefertigt wurden, war die Wahrscheinlichkeit, eventuell vorhandene Poren in Promyzelsepten zu finden, sehr gering. Bei U. perennans konnte einmalig eine porenähnliche Struktur gefunden werden. Poren bei Ustilago-Arten sind, wenn überhaupt vorhanden, extrem klein (RAMBERG & MCLAUGHLIN 1980) und daher selbst bei Anfertigung von Serienschnitten nur mit Schwierigkeiten zu finden. Es stellt sich die Frage, ob es bei Ustilago-Arten überhaupt Poren gibt. Tatsache ist, daß Poren als Verbindung zwischen Zellen überall im Pflanzenreich vorkommen. Bei den Ustilaginales wurden bisher fast keine Poren gefunden, was nicht besagt, daß es überhaupt keine gibt. Ein weiteres Problem ist der Sinn eines so winzigen Porus. Kern- und Organellentransport kommen nicht in Betracht. Denkbar wäre die Wanderung von Informationsstoffen durch einen derartigen Porus, die für ein synchrones Auswachsen von Sporidien bzw. Sterigmata verantwortlich sind. Viel häufiger bei Ustilago-Arten anzutreffen ist ein Konglomerat von übereinanderliegenden Wandschichten, was auf ein ungenaues Zusammentreffen dieser Schichten hindeutet, wenn ein neues Septum eingezogen wird.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Anhand eines repräsentativen Spektrums von Ustilago-Arten mit monokotylen und dikotylen Wirtspflanzen konnte folgendes Konzept zur Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen und zur Artunterscheidung bestätigt werden:

1) Erste Gruppeneinteilung nach Wirtspflanzen
2) Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Gruppen nach Befallsbild, Sporenfarbe, Sporengröße, Sporenoberfläche (LM und REM) und Aufbau der Sporenwand (TEM)
3) Berücksichtigung des Keimungsbildes bei vergleichbaren Versuchsbedingungen

Mit Hilfe dieses Konzeptes konnte die Gruppe der Getreidebrände (U. nuda, U. hordei, U. avenae, U. kolleri) und U. perennans als eine enge Verwandtschaft gekennzeichnet werden. Die Gattung Ustilago konnte mit Hilfe der Typusart U. hordei nochmals charakterisiert werden. Bei den Brandpilzen auf Polygonaceen zeigte sich

1) die Eigenständigkeit der Gattung Sphacelotheca
2) die Selbstständigkeit der übrigen untersuchten Arten.

U. maydis und U. longissima nahmen jeweils eine Sonderstellung ein. Bei den Antherenbränden der Caryophyllaceae handelt es sich um verwandte, jedoch selbstständige Arten. Dasselbe trifft für die Antherenbrände der Dipsacaceae und Lamiaceae zu.

Die Erarbeitung eines neuen Gattungskonzeptes erscheint nach dem derzeitigen Stand der Forschung noch verfrüht und sollte bis zum Vorliegen weiterer Kenntnisse über in dieser Arbeit nicht untersuchte Ustilago-Arten zurückgestellt werden.

6. LITERATURVERZEICHNIS

ALLISON, C.C. (1937) - Studies on the genetics of smuts of barley and oats in relation to pathogenicity. Tech. Bull. Minn. Agric. Expt. Sta. 119: 1 - 34.

APPEL, O. & G. GASSNER (1907) - Untersuchungen über den Brand, insbesondere den Flugbrand des Getreides. Mitteil. Biol. Anst. f. Land- u. Forstw. 4: 9 - 14.

APPEL, O. & E. RIEHM (1911) - Die Bekämpfung des Flugbrandes von Weizen und Gerste. Mitteil. Biol. Anst. f. Land- u. Forstw. 8: 343 - 426.

BAKER, H.G, (1947) - Infection of species of Melandrium by Ustilago violacea (Pers.) Fuckel and the transmission of the resultant disease. Ann. of Bot., N.S. Vol. 11, Nr. 43: 333 - 348.

BANDONI, R.J., B.N. JOHRI & S.A. REID (1975) - Mating among isolates of three species of Sporobolomyces. Can. J. Bot. 53: 2942 - 2944.

BAUCH, R. (1923) - Über Ustilago longissima und ihre Varietät Macrospora. Zeitschr. f. Bot. 15: 241 - 279.

BAUCH, R. (1934) - Über Kreuzungen zwischen bipolar und multipolar sexuellen Brandpilzarten. Zeitschr. f. Indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 67: 242 - 245.

BAUER, R. (1983) - Experimentell - ontogenetische und karyologische Untersuchungen an Uredinales. Dissertation Tübingen.

BEVER, W.M. (1945) - Hybridization and genetics in Ustilago hordei and U. nigra. Journ. Agric. Res. 71: 41 - 59.

BIEDENKOPF, H. (1894) - Ustilago medians, ein neuer Brand auf Gerste. Z. f. Pflanzenkrankh. 4: 321 - 322.

BOSS, G. (1927) - Beiträge zur Zytologie der Ustilagineen. Planta 3: 597 - 627.

BOWMAN, D.H. (1946) - Sporidial fusion in Ustilago maydis. Journ. Agric. Res. 72: 233 - 243.

BRADFORD, L., R.J. JONES & E.D. GARBER (1975) - An electrophoretic survey of fourteen species of the fungal genus Ustilago. Bot. Gaz. 136(1): 109 - 115.

BRANDENBURGER, W. & F.J. SCHWINN (1971) - Oberflächenstrukturen der Sporen des Antherenbrandes der Caryophyllaceen im Rasterelektronenmikroskop. Nova Hedwigia 22 (3 + 4): 879 - 895.

BREFELD, O. (1883) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft V. Die Brandpilze. Leipzig.

BREFELD, O. (1895) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft XI. Die Brandpilze II. Die Brandkrankheiten des Getreides. Münster i. W.

BREFELD, O. (1895) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft XII. Hemibasidii, Brandpilze III. Münster i

BREFELD, O. (1900) - Über Brandpilze und Brandkrankheiten I. 77. Jahresbericht der Schles. Gesellschaft für vaterländisc Kultur: 17 - 32.

BREFELD, O. (1905) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft XIII. O. Brefeld u. K. Falk: Die Blüteninfektion bei den Brandpilzen und die natürliche Verbreitung der Brandkrankheiten: 1 - 74.

BREFELD, O. (1912) - Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft XV. Die Brandpilze und ihre Brandkrankheiten. Münster i. W.

BUBAK, F. (1916) - Die Pilze Böhmens, II. Teil Brandpilze (Hemibasidii). Arch. d. naturw. Landesdurchforschung v. Böhmen XV. Band, Nr. 3: Prag

CHANG, J.P. (1971) - A new technique for separation of coverglass substrate from epoxy-embedded specimens for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 37: 370 - 377.

CHRISTENSEN, J.J. (1931) - Studies on the genetics of Ustilago zeae. Phytopath. Zeitschr. 4: 129 - 188.

CIFERRI, R. (1931) - Quinta contribuzione allo studio degli Ustilaginales. Ann. Mycol. 29: 1 - 74.

CUNNINGHAM, G.H. (1945a) - Keys to genera and species of New Zealand smut fungi. Trans. Royal Soc. of New Zealand , Vol. 75, Part 3: 340 - 346.

DANGEARD, P.A. (1892) - Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons. Le Botaniste 3: 221 - 281.

DE BARY, A. (1884) - Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. Engelmann: Leipzig.

DEML, G. & F. OBERWINKLER (1982) - Studies in Heterobasidiomycetes, Part 24. On Ustilago violacea (Pers.) Rouss. from Saponaria officinalis L. Phytopath. Zeitschr. 104: 345 - 356.

DEML, G., A. POHL & F. OBERWINKLER (1981) - Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 12. Brandpilze auf Polygonaceen-Arten. Z. Mykol. 47(2): 257 - 270.

DICKINSON, S. (1927) - Experiments on the physiology and genetics of the smut fungi. - Hyphal fusion. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 101: 126 - 136.

DIETEL, P. (1897) - Untersuchungen über einige Brandpilze. Flora 83: 77 -87.

DIETEL, P. (1928) - In: Engler/Prantl: Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 6.

DUMITRAS, L., D. BECERESCU & A. SAVULESCU (1970) - Importance of electronmicroscopic morphologic characters of teliospore surface markings in the delimitation of some species of Ustilaginales. Rev. Roum. Biol.-Botanique 15(1): 3 - 8.

DURAN, R. & K.M. SAFEEULLA (1968) - Aspects of teliospore germination in some north american smut fungi. Mycologia 60(2): 231 - 243.

DURRIEU, G. & CH. RAJERIARISON (1968) - L'ornamentation sporale des Ustilago parasites des Polygonacées (observations en microscopie éléctronique). C.R. Acad. Sc. Paris, D, 267: 1940 - 1942.

ESSMON, W. (1893) - Zur Ustilagineenflora des Schlomischen Kreises des Gouvernements Grodno. Scripta Bot. 4: 17 - 24.

FERRARIS, T. (1902) - Primo elenco di Funghi del Piemonte. Ann. R. Istit. Bot. Roma 9(3): 190.

FISCHER, G.W. (1943) - Some evident synonymous relationships in certain graminicolous smut fungi. Mycologia 35: 610 - 619.

FISCHER, G.W. (1951) - Induced hybridization in graminicolous smut fungi. I. Ustilago hordei x U. bullata. Phytopath. 41: 839 - 853.

FISCHER, G.W. & C.S. HOLTON (1941) - Inheritance of sorus characters in hybrids between Ustilago avenae and U. perennans. Mycologia 33: 555 - 567.

FISCHER, G.W. & CH.G.SHAW (1953) - A proposed species concept in the smut fungi with application to north american smut fungi. Phytopath. 43: 181 - 188.

FISCHER VON WALDHEIM, A. (1869) - Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen. Jahrb. Wiss. Bot. (Pringsheim) 7: 61 - 144.

FLEROW, B.K. (1919) - The formation of chlamydospores and their relation to nitrogen requirements of smut Ustilago hordei Kellerm. et Sw. Plant Physiology and Anatomy Lab. at the government university in Moscow. Übersetzung aus dem Russischen.

GAGE, G.R. (1927) - Studies of the life history of Ustilago avenae (Pers.) Jensen and of Ustilago levis (Kell. & Swing.) Magnus. Repr. of N.Y. (Cornell) Agr. Exp. Sta. Memoir. 109: 3 - 35.

GERLACH, D. (1977) - Botanische Mikrotechnik. 2. überarbeitete und erweiterte Auflage. G. Thieme Verlag: Stuttgart.

GOLDSCHMIDT, V. (1928) - Vererbungsversuche mit den biologischen Arten des Antherenbrandes (Ustilago violacea Pers.). Ein Beitrag zur parasitären Spezialisierung. Zeitschr. f. Bot. 21: 1 - 90.

GRAND, L.F. & R.T. MOORE (1970) - Ultrataxonomy of Basidiomycetes. I. Scanning electron microscopy of spores. J. Eisha Mitchell Sci. Soc. 86: 106 - 117.

HANNA, W.F. (1929) - Studies in the physiology and cytology of Ustilago zeae and Sorosporium reilianum. Phytopath. 19: 91. (Abstract)

HANNA, W.F. (1929) - Studies in the physiology and cytology of Ustilago zeae and Sorosporium reilianum. Phytopath. 19. 415 - 442.

HANNA, W.F. & W. POPP (1930) - Relationship of the oat smuts. Nature 126: 843 - 844.

HARPER, R.A. (1899) - Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Trans. Wisc. Acad. 12, part II: 475 - 498.

HASSAN, A. & J.A. MACDONALD (1971) - Ustilago violacea on Silene dioica. Trans. Br. mycol. Soc. 56(3): 451 - 461.

HECKE, L. (1905) - Zur Theorie der Blüteninfektion des Getreides durch Flugbrand. Ber. d. deutschen Bot. Ges. 23: 248 - 250.

HERZBERG, P. (1895) - Vergleichende Untersuchungen über landwirtschaftlich-wichtige Flugbrandarten. Beitr. Physiol. Morph. niedr. Organismen, Zopf, W. (Hrsg.) 5: 1 - 36.

HILLE, M. (1958) - Zur Symptomatik und Taxonomie von Ustilago perennans Rostr. und U. avenae (Pers.) Rostr. Phytopath. Zeitschr. 32: 293 - 324.

HILLE, M. & J. BRANDES (1957) - Elektronenmikroskopische Untersuchung der Sporenoberfläche einiger Ustilago-Arten. Phytopath. Zeitschr. 28: 104 -109.

HOLTON, C.S. (1931) - Hybridization and segregation in the oat smuts. Phytopath. 21: 835 - 842.

HOLTON, C.S. (1932) - Studies in the genetics and the cytology of Ustilago avenae and Ustilago levis. Thesis, Techn. Bull. Univ. Minnesota Agric. Exp. Stat. 87: 1 - 34.

HÜTTIG, W. (1931) - Über den Einfluß der Temperatur auf die Keimung und Geschlechterverteilung bei Brandpilzen. Zeitschr. f. Bot. 24: 529 - 573.

KELLERMAN, W.A. & W.T. SWINGLE (1890) - Report on the loose smuts of cereals. Ann. Rep. Kansas Agric. Exp. Stat. 2: 213 - 277.

KHANNA, A., M.M. PAYAK & N. PRAKASH (1971) - Teliospore morphology of some smut fungi. III. Ustilago nuda. Indian Phytopathology 24: 481 - 486.

KHANNA, A. & M.M. PAYAK (1971b) - Fine structure of some graminaceous smut spores. J. Ultrastruct. Res. 37: 254.

KIRCHNER, O. (1923) - Der Antherenbrand von Salvia, Ustilago betonicae Beck. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten und Gallenkunde 33: 97 - 104.

KNIEP, H. (1919) - Untersuchungen über den Antherenbrand (Ustilago violacea Pers.) Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Bot. 11: 275 - 284.

KNIEP, H. (1926) - Über Artkreuzungen bei Brandpilzen. Zeitschr. f. Pilzkunde 5 (N.F.): 217 - 247.

KOLK, L.A. (1930) - Relation of host and pathogen in the oat smut, Ustilago avenae. Bull. Torr. Bot. Club 57: 443 - 507.

KOLK, L.A. (1943) - Germination of grass smuts. Am. J. Bot. 30: 317 - 330.

KOZAR, F. & J. WEIJER (1971) - Ultrastructure study of sporidia of Ustilago hordei. Can. J. Gen. Cyt. 13: 505 - 514.

KREGER-VAN RIJ, N.J.W. & M. VEENHUIS (1971) - A comparative study of the cell wall structure of Basidiomycetes and related yeasts. J. Gen. Microbiol. 68: 87 - 95.

LAGERHEIM, G. (1889) - Revision im Exsiccat "Kryptogamen Badens von Jack, Leiner und Strizenberger" enthaltenen Chytridiaceen, Peronosporeen, Ustilagineen und Uredineen. Mitt. d. Bot. Vereins f. d. Kreis Freiburg u. d. Land Baden 59: 70.

LANGDON, R.F.N. & R.A. FULLERTON (1978) - The genus Sphacelotheca (Ustilaginales): Criteria for its delimitation and the consequences thereof. Mycotaxon 6: 421 - 456.

LANGDON, R.F.N., J.F. KOLLMORGEN & J. WALKER (1976) - The nomenclature of the smuts of wheat, barley, oats, rye and certain grasses. Austr. Plant Pathol. Society Newsl. 5: 52 - 54.

LINDEBERG, B. (1959) - Ustilaginales of Sweden. A.-B. Lundequistka Bokhandeln: Uppsala.

LIRO, J.I. (1924) - Die Ustilagineen Finnlands I. Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A, XVII, 636 p.: Helsingfors.

LUTMAN, B.F. (1910) - Some contributions to the life history and cytology of the smuts. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters 16: 1191 - 1244.

MAGNUS, P. (1875) - Mykologische Mittheilungen. Hedwigia 14: 17 - 21.

MAIRE, R. (1907a) - Contribution à l'étude de la flore mycologique des Pyrenées. Champignons récoltés à la Session de la Société botanique de France à Gavarnie et Canterets en 1907. Bull. de la Société Botanique de France 54: CXLIX.

MCALPINE, D. (1910) - The smuts of Australia. Their structure, life history, treatment and classification. Melbourne.

MILLS, J.T. (1966) - The development of loose smut (Ustilago avenae) in the oat plant with observations on spore formation. Trans. Br. mycol. Soc. 49(4): 651 - 663.

MILLS, L.J. & J.M. KOTZÉ (1981) - Scanning electron microscopy of the germination, growth and infection of Ustilago maydis on maize. Phytopath. Zeitschr. 102: 21 - 27.

NEBEL, M. (1979) - Morphologische Untersuchungen zur Ontogenie der Brandsporen bei Ustilago. Diplomarbeit Tübingen.

NIELSEN, J. (1966) - Changes in germination type in some Ustilago species caused by an unidentified volatile substance. Can. J. Bot. 44: 163 - 170.

NIELSEN, J. (1978) - Two grasses as common hosts for all species of Ustilago parasitic on wheat, barley and oats. Can. J. Bot. 56(21): 2712 - 2716.

NILSSON, S. (Ed.) (1983) - Atlas of airborne fungal spores in Europe. Springer-Verlag: Berlin Heidelberg New York.

OBERWINKLER, F. (1977) - Das neue System der Basidiomyceten. In: Frey, W., H. Hurka & F. Oberwinkler: Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart.

OBERWINKLER, F. (1978) - Was ist ein Basidiomycet? Z. Mykol. 44(1): 13 - 29.

PARAVICINI, E. (1917) - Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze. Ann. Mycol. 15: 57 - 96.

PERSOON, D.C.H. (1801) - Synopsis methodica fungorum XXX. H. Dietrich: Göttingen.

PLOWRIGHT, C.B. (1889) - A monograph of the British Uredineae and Unstilagineae. Kegan Paul, Trench & Co.: London.

POHL, A. (1980) - Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Brandpilzen auf Polygonum-Arten - Morphologie der Dauersporen als taxonomisches Merkmal. Zulassungsarbeit Tübingen.

POPP, W. & W.F. HANNA (1935) - Studies on the physiology of the oat smuts. Sci. Agric. 15: 424 - 434.

PREVOST, I.B. (1807) - Mémoire sur la cause immédiate de la carie ou charbon des blés. Paris.

RAMBERG, J.E. & D.J. MCLAUGHLIN (1980) - Ultrastructural study of promycelial development and basidospore initiation in Ustilago maydis. Can. J. Bot. 58: 1548 - 1561.

RAWITSCHER, F. (1912) - Beiträge zur Kennntnis der Ustilagineen I. Zeitschr. f. Bot. 4: 673 - 706.

REYNOLDS, E.S. (1963) - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell. Biol. 17: 208 - 212.

ROBB, J. (1972) - Ultrastructure of Ustilago hordei. I. Pregermination development of hydrating teliospores. Can. J. Bot. 50: 1253 - 1261.

ROBB, J. (1972a) - Ultrastructure of Ustilago hordei (Pers.) Lagerh. II. Septation in the metabasidium. Can. J. Genet. Cytol. 14: 839 - 849.

ROESCH, A. (1926) - Studien über den Haferflugbrand U. avenae (Pers.) Jens. und den Glatthaferbrand U. perennans Rostr. mit besonderer Berücksichtigung der Immunitätsfrage beim Haferflugbrand. Bot. Archiv 13: 382 - 432.

ROSTRUP, E. (1890) - Ustilagineae Daniae. Danmarks Brandsvampe. Festekrift, ut givet at Den botaniska Forening i Kobenhavn i anledning af dens Halvhundredaarsfest 12/4: 117 - 168.

ROUSSEL, H.F.A. (1806) - Flore du Calvados et des terreins adjacents. 2. Aufl.: Caen.

SAVILE, D.B.O. (1953) - Notes on boreal Ustilaginale. Can. J. Bot. 31: 663 - 674.

SAVULESCU, A., D. BECERESCU, L. DUMITRAS & P. PLOAIE (1964) - Electronmicroscopical studies of the chlamydospores of the genera Ustilago and Tilletia. Abst. Xth. Int. Bot. Cong. Edin.: 60.

SAVULESCU, A., D. BECERESCU, L. DUMITRAS & P. PLOAIE (1969) - Electronmicroscopic research on teliospores of the genera Ustilago and Tilletia. Ann. Microbiol. Enzimol. 18: 45 - 56.

SCHELLENBERG, H.C. (1907) - Die Vertreter der Gattung Sphacelotheca de By. auf Polygonum-Arten. Ann. Mycol. 5: 385 - 395.

SCHELLENBERG, H.C. (1911) - Die Brandpilze der Schweiz. Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz 3(2): Bern.

SCHELLENBERG, H.C. (1915) - Ein neuer Brandpilz auf Arrhenatherum elatius (L.) M. u. K. Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 33: 316 - 323.

SCHMITTER, A. (1982) - Studien an Heterobasidiomyceten, Teil 25. Feinstrukturelle Untersuchungen zu einzelnen Ontogeniestadien von Ustilago scabiosae (Sowerby) Winter. Z. Mykol. 48(2): 261 - 274.

SCHOLZ, H. (1981) - Die Gramineen- und Cyperaceen-Brandpilze (Ustilaginales) aus Togo. Willdenowia 11: 101 - 113.

SCHROETER, J. (1877) - Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen. Beitr. Biol. Pflanz. (Cohn) 2: 349 - 385.

SCHROETER, J. (1889) - Kryptogamenflora von Schlesien. Brandpilze: 261 - 291.

SCHWINN, F.J. (1969) - Die Darstellung von Pilzsporen im Raster-Elektronenmikroskop. Phytopath. Zeitschr. 64(4): 376 - 379.

SPURR, A.R. (1969) - A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26: 31 - 43.

STEVENSON, J.A. & A.G. JOHNSON (1944) - The nomenclature of the cereal smut fungi. The Plant disease Reporter 28(20): 663 - 670.

TAPKE, V.F. (1932) - An undescribed loose smut of barley. Phytopath. 22: 869 - 870.

TAPKE, V.F. (1943) - Occurence, identification and species validity of the barley loose smuts, Ustilago nuda, U. nigra and U. medians. Phytopath. 33: 194 - 209.

THIEDE, H. (1963) - Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung von Ustilago avenae (Persoon) Jensen sowie zur Infektionsmethodik. Phytopath. 48: 29 - 72.

THOMAS, K. (1982) - Untersuchungen zur Artabgrenzung bei den Antherenbränden der Caryophyllaceen. Zulassungsarbeit Tübingen.

THREN, R. (1937) - Gewinnung und Kultur von monokaryotischem und dikaryotischem Myzel. Ein Beitrag zur Physiologie und Genetik des Gerstenflugbrandes (Ustilago nuda (Jens.) Kellerm. et Sw.). Zeitschr. f. Bot. 31: 337 - 391.

THREN, R. (1941) - Über Zustandekommen und Erhaltung der Dikaryophase von Ustilago nuda (Jensen) Kellerm. et Sw. und Ustilago tritici (Persoon) Jensen. Zeitschr. f. Bot. 36: 449 - 498.

TUTIN, T.G. & al. (Ed.) (1964 - 1978) - Flora Europaea, vol. 1 - 5: Cambridge.

UDEN, H. VAN (1951) - Eine einfache Methode zum Studium der Pilzmorphologie im allgemeinen und der vegetativen Anastomosen im besonderem. Arch. Dermatol. Syphilis 193: 468 - 484

WANG, D.T. (1934) - Contribution à l'étude des Ustilaginées. Le Botaniste 26: 540 - 670.

WERTH, E. (1911) - Zur Biologie des Antherenbrandes. Mitt. Biol. Anst. f. Land- u. Forstw. 8: 427 - 450.

WESTERN, J.H. (1937) - Sexual fusion in Ustilago avenae under natural conditions. Phytopath. 27: 547 - 553.

ZAMBETTAKIS, CH. (1973) - Recherches sur la germination des téliospores des Ustilaginales. I. Différents modes de germination selon l'espèce et le milieu utilisé. Bull. de la Société Mycologique de France 89: 253 - 275.

ZOGG, H. & F.J. SCHWINN (1971) - Surface structures of spores of the Ustilaginales. Trans. Br. mycol. Soc. 57(3): 403 - 410.

ZUNDEL, G.L. (1953) - The Ustilaginales of the world. Pennsylvania.

Lebenslauf

Am 9. April 1956 wurde ich in Sulz am Neckar als Tochter des Schreiners Albert Pohl und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Kuhn, geboren.

Im April 1963 trat ich in die ev. Volksschule in Sulz ein. Von Dezember 1966 bis Juli 1972 besuchte ich das damalige Progymnasium Albeck in Sulz. Im September 1972 wechselte ich an das Gymnasium Horb am Neckar, wo ich am 27.5.1975 die Reifeprüfung ablegte.

Im Wintersemester 1975/76 begann ich das Studium an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen mit den Haupfächern Mathematik und Biologie für das höhere Lehramt an Gymnasien. Die Zwischenprüfungen legte ich in Mathematik im Sommersemester 1977, in Biologie im Wintersemester 1977/78 ab. Im Wintersemester 1979/80 bestand ich das Staatsexamen in Mathematik mit dem Schwerpunktsthema Wahrscheinlichkeitstheorie. Meine wissenschaftliche Arbeit fertigte ich am Institut für Spezielle Botanik unter Anleitung von Prof. Dr. F. Oberwinkler an mit dem Thema: "Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Brandpilzen auf Polygonum-Arten - Morphologie der Dauersporen als taxonomisches Merkmal". Mein Studium schloß ich im Wintersemester 1980/81 mit dem Staatsexamen in Biologie ab.

Im Sommersemester 1981 begann ich am Institut für Spezielle Botanik mit der Dissertation über das Thema: "Untersuchungen zur Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Gattung Ustilago (Pers.) Roussel" unter Anleitung von Prof. Dr. F. Oberwinkler.

Seit dem 3. Juli 1981 bin ich mit Dr. med. Klaus Schmitter verheiratet. Am 12. Juli 1983 wurde unsere Tochter Caroline geboren.

Meine akademischen Lehrer waren:

R. Agerer
D. Ammermann
R. Apfelbach
W. Beekmann
G. Betsch
V. Braun
D. Bunke
W. Engels
H. Fischer
H. Gaude
K. Grell
W. Grölz
A. Hager
W. Kaup
W. Knapp
E. Kulzer
F. Oberwinkler
W. Rähle
P. Schmid
K. Schmidt-Koenig
A. Schönhage
B. Schwemmle
W. Seyffert
E. Siebert

Druck und Verarbeitung: copy shop, darmstadt, tel. 21353